

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL

Anu Ainsaar

VÄLJASUREMISVÕLG PUTUKATEL

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Tiit Teder

TARTU 2020

Infoleht

Väljasuremisvõlakaks nimetatakse liikide tulevikus ette nähtavat lokaalset välja suremist, mis on põhjustatud minevikus toimunud sündmustest. Sellised viibega väljasuremised on tänapäevastes kiirelt muutuvates elupaikades ja maastikes väga levinud nähtus. Väljasuremisvõla tuvastamine näitab otsest ja ajatundlikku vajadust elupaiga taastamise järele. Putukatel on väljasuremisvõla esinemist uuritud vähem kui karismaatilisematel loomadel või taimedel. On arvatud, et putukad oma lühikese eluea ning kiire põlvkondade vahetuse tõttu maksavad väljasuremisvõla tekkimisel selle suhteliselt kiirelt. Käesolev bakalaureusetöö on kokkuvõtte teadustöödest, mis on empiiriliselt uurinud väljasuremisvõla esinemist putukatel. Viidi läbi süstemaatiline kaardistus, mille käigus leiti taolisi töid 35. Lisaks tuvastati 7 uurimust lähedastel teemadel, nagu geneetiline ja kliimavõlg. Leiti, et putukatel võib väljasuremisvõlg kergesti säilida ka mitukümmend aastat pärast häiringut. Suuremates elupaigalaikudes leiti kohati mitmesaja aasta taha ulatuv väljasuremisvõlg. Ilmnes, et rohumaaade majandamise lakkamisel tekkiv võlg makstakse üldiselt kiiremini kui metsaelupaikade häirimisel.

Extinction debt is the foreseeable local extinction of species in the future, caused by events in the past. Such time-lagged extinctions are a very common phenomenon in the contemporary, rapidly changing habitats and landscapes. Discovery of an extinction debt means the existence of a time-sensitive need for habitat restoration. Extinction debt has been less researched in insects than in more charismatic animals or plants. It has been theorised that this debt is paid relatively quickly in insects because of their short life span and generation time. This bachelor's thesis is a summary of the scientific papers that have empirically studied extinction debt in insects. A systematic mapping was conducted, through which 35 such papers were found. Additionally, 7 papers were found on adjacent subjects like genetic and climate debt. It was found that insects can easily retain extinction debt unpaid decades after habitat disturbance. In some larger habitat patches an extinction debt stretching back hundreds of years was found. When the management of grassland patches ceases, the resulting extinction debt tends to be paid more quickly than in disturbed forest habitats.

Sisukord

1. Sissejuhatus.....	4
2. Väljasuremisvõla uurimine	
2.1. Kust on väljasuremisvõla mõiste pärit?.....	7
2.2. Kuidas väljasuremisvõlga uuritakse?.....	8
3. Materjalid ja meetodid.....	10
4. Tulemused	
4.1 Uuringute geograafiline jaotus.....	13
4.2. Tööde kategoriseerimine lähenemise alusel.....	15
4.3. Uuringute taksonoomiline jaotumine.....	17
4.4. Uuringute jaotumine elupaigatüübiti.....	19
4.5. Uuritud ajaskaalad.....	20
4.6. Väljasuremisvõla põhjused	
4.6.1. Elupaikade ja nende liituse kahanemine.....	20
4.6.2. Pidevad inim mõjud.....	21
4.7. Lähedastel teemadel avaldatud uuringud	
4.7.1. Geneetiline võlg.....	23
4.7.2. Kliimavõlg.....	24
4.7.3. Ajaloo mõju taasisustamisele.....	25
5. Järeldused.....	26
6. Kokkuvõte.....	29
6.1. Summary. Extinction debt in insects.....	30
7. Tänuavaldused.....	33
8. Kasutatud kirjandus.....	34

1. Sissejuhatus

Ülemaailmne maakasutus taime- ja loomakasvatuseks on alates aastast 1900 kahekordistunud (Klein Goldewijk jt. 2010). Parasvöötmelise metsa pindala kahanemine on küll viimastel sajanditel aeglustunud, kuid inimtegevuse tõttu on pärast aastat 1700 siiski hävinenud enam parasvöötmelist metsaala kui enne seda. Samas oli senine troopilise metsa pindala hävingu kõrgpunkt alles 20. sajandil ja see protsess pole veel kaugeltki peatunud (ÜRO TPO 2012). Samuti muutub kliima praegu suure kiirusega. Neis maastiku kiire muutuse tingimustes muutuvad kiiresti ka need elupaigad, mis otseselt ei hävi, ning on mõjutatud ka need liigid, mis koheselt välja ei sure. Häiritud elupaik ei suuda paljudel juhtudel allesjäänud kooslust pikaajaliselt toetada ning seal leiavad hiljem aset viibega väljasuremised. Liikide arvu või osakaalu, mis uue, senisest madalama tasakaalulise liigirikkuseni jõudmisel on antud häiritud kooslusest välja suremas, nimetatakse väljasuremisvõlaks (ing. k. extinction debt) (Kuussaari jt. 2009). Väljasuremisvõlas olevaks nimetatakse liiki või populatsiooni, mis on seni veel alles, kuid on mingite varasemate sündmuste tõttu tulevikus välja suremas.

Väljasuremisvõlga põhjustab teatava asurkonna eluks vajaminevate ressursside ebapiisav saadavus, mis ei võimalda asurkonnal pikemaajaliselt püsima jääda. Näiteks võib invasiivse liigi või elupaiga pindala vähenemise tõttu olla konkurents toidubaasile tihenened ning vaatlusalune liik, jäädes konkurentsis alla, püsib elupaigas veel paar põlvkonda, kuid ei jõua seejuures asurkonna taastootmise tasemeni ning piisava sisserände puudumisel sureb lokaalselt välja.

Väljasuremisvõla tekkimist elupaigas võivad põhjustada paljud erinevaid häiringud ja protsessid, mis kõik seisnevad elupaiga degradeerumises. Eraldi võib välja tuua elupaigalaigu osalise hävingu, elupaigalaikude sidususe vähenemise maastikus, kliimamuutused, invasiivsed võõrliigid ning muutunud majandamisrežiimid, sealhulgas majandamise lakkamise (Sax ja Gaines 2008, Kuussaari jt. 2009).

Väljasuremisvõla mõiste katab tähenduse poolest terminit „funktsionaalne väljasuremine“, kuid kirjeldab lisaks ka elujõulisemate asurkondade olukordi. Funktsionaalselt välja surnuteks nimetatakse liike, mis antud elupaigas enam kas sigida ei suuda või sigivad liiga vähesel määral, et tagada asurkonna pikaajaline püsimine. Selline asurkond on kiirel teel väljasuremiseni. Ka Eesti ebapärlikarpide (*Margaritifera margaritifera*) asurkond on funktsionaalselt välja surnud, kuna poole sajandi jooksul pole noorjärke ellu jäänud. Kraavitamise, eutrofeerumise ning vähenenud karjatamise tõttu on

elupaik degradeerunud, karpide noorjärgud mattuvad lahtise sette alla ning hukkuvad (Mägi 2010).

Väljasuremisvõla termini paariliseks on immigratsioonikrediidi ehk sisserändeviibe mõiste. Sisserändeviibe on seotud tumeda elurikkuse mõistega, kuid on viimasest kitsam, tähendades liikide arvu, kellele antud elupaigalaik sobiks ja keda on aja jooksul sinna ka oodata, kuid kes sinna veel jõudnud pole. Sisserändeviibe mõistet kasutatakse taastatud elupaikade taastasustamist uurides. Ka kliimavõla tuvastamise uuringud näitavad sisserändeviivet, kui leitakse, et liigi leviala pole veel jõudnud kliimaatiliste tingimuste poolest sobivaks muutunud alale (Jackson ja Sax 2010).

Väljasuremisvõlg on tänases maailmas tõenäoliselt väga levinud fenomen. Käimas on Holotseeni massiväljasuremine, mis on juba aastatuhandeid hoogu kogunud, muuhulgas kuna invasiivsed inimesed (*Homo sapiens*) on maastikke laialdaselt muutnud (Dirzo jt. 2014). Ka viimase aastasaja jooksul on maastikud ja nende majandamine läbinud suuri muutusi. See tähendab, et palju veel alles populatsioone on tulevikus kadumas. Ka nendest ohus asurkondadest osaliselt sõltuvaid liike, mis seni veel paremas seisundis on, muudab see protsess haavatavamaks.

Väljasuremisvõla mõiste on looduskaitselikult väärtuslik, kuna selle leidmine või ka tõenäoline esinemine on argument elupaiga taastamise vajalikkuse jaoks. Paljud väljasuremisvõlas populatsioonid oleksid elupaiga seisundi paranemise korral elujõulised, vajamata pikemaajalist sekkumist. Kui võlas asurkonnal edasi kahaneda lasta, võib selle taastamise juures hiljem vaja minna lisameetmeid, nagu kunstlik paljundamine ja/või reintrodutseerimine. Terve vaesunud koosluse jaoks on selle endisel kujul taastamine aga keeruline ning parimagi pingutuse korral tuleb leppida uudse ökosüsteemiga, mille omadused pole enam endised.

Putukaid on taimede ning suuremate maismaaloomadega võrreldes ka väljasuremisvõla osas vähem uuritud. On teoretiseeritud, et putukad kui lühikese elu- ja generatsioonieaga rühm võiks oma väljasuremisvõla kiirelt maksta (Kuussaari jt. 2009). Putukaid mõjutab maakasutuse laienemisest enamgi maakasutuse intensiivistumine, sealhulgas jätkuvalt tõusuteel olev pestitsiidide kasutamine (Dudley ja Alexander 2017).

Käesolev töö on ajendatud tõigast, et väljasuremisvõla empiiriliste uuringute põhjalik ülevaade on viimati ilmunud umbes kümme aastat tagasi (Kuussaari jt. 2009). Enne selle uuringu ilmumist oli väljasuremisvõla teemalisi uuringuid tehtud harva ja vähe, kuid

möödunud kümnendil palju rohkem (vt. ka joonis 3). Seega on nüüd võimalik koostada ka vastav ülevaade kitsama taksonoomilise rühma kohta. Käesolev kirjutis on kokkuvõte sellistest väljasuremisvõlga vaatluslikult uurivatest teadusartiklitest, mis hindasid ka putukate olukorda. Soovisin teada saada, kui uuritud on väljasuremisvõlg putukatel ja kas selle võla lühiajalisus peab paika. Puhuks, kui putukate teemal piisavalt artikleid ei leidu, viidi uuring läbi selliselt, et oleks võimalus seda laiendada kõigi loomade peale.

1. Väljasuremisvõla uurimine

2.1. Kust on väljasuremisvõla mõiste pärit?

Esimesena kasutasid väljasuremisvõla terminit Tilman jt. (1994). Väljasuremisvõla kontseptsioon on küll üldisem, kuid on alguses loodud, toetudes liigirikkuse-pindala seose (ing. k. „species-area relationship“) olemasolule. Liigirikkuse-pindala seost on Arrheniuse (1921) järgi formuleeritud valemiga $S=cA^z$, kus S tähistab liikide arvu, A elupaiga pindala, z on lihtsalt antud liigirikkuse-pindala funktsiooni tõus log-log-teljistikus. c on siin konkreetsest elupaigast ja vaatlusalusest taksonoomilisest rühmast sõltuv konstant, võrdne liikide arvuga, kes elaks ühes elupaiga ruutühikus. See näitab elupaiga liigilist kandevõimet pindalaühiku kohta ning elupaiga degradeerumisel võib see konstant muutuda. Väärib märkimist, et liigirikkuse-pindala seost on iseloomustatud ka muude valemitega, kuid üldiselt on ka nende funktsioonid aritmeetilisel skaalal kumerad. See tähendab, et pindala vähenemisel kahaneb liigirikkus järjest kiiremini.

Liigirikkus ja elupaiga pindala on omavahel seotud mitmel põhjusel. Väiksemas elupaigalaigus üldiselt vähem erinevaid mikroelupaiku ja seega on kaetud vähemate liikide elupaiganõudlused. Suurema pindalaga elupaigalaikudes on iga konkreetset mikroelupaika ka lihtsalt rohkem, mis vähendab liikidevahelist konkurentsi sellest mikroelupaigast saadavatele ressurssidele ning võimaldab seega kõrvuti elada mitmel liigil, kes seda ressursi vajavad. Mõned liigid vajavad mingit ressursi suures koguses ja kui see ressurss on harv, nagu näiteks hundi (*Canis lupus*) saakloomad, vajab see liik ka suure pindalaga elupaika. Lisaks ei piisa asurkonna alal hoidmiseks elupaigast, kus on piisavalt sobivaid ressursse vaid käputäie isendite jaoks. Selline asurkond ei jää püsima, kuid võib hiljem elupaiga hea õnne korral ajutiselt taastasustada.

Saarte biogeograafia teooria (MacArthur ja Wilson 1967) lisas tasakaalulise liigirikkuse (ing. k. species equilibrium) mõiste, näidates, et liigirikkuse paigast nihkumisel taastub see aja jooksul väljasuremiste ja elupaikade asustamiste läbi ning liikide arv jääb kõikuma selle tasakaalupunkti ümber. Diamond (1972) tõi selle protsessi kirjeldamiseks sisse mõiste „relaxation“ ehk taastumine, mis kirjeldab uue tasakaaluni jõudmist. Pärast häiringut elupaigas, mis kas vähendas elupaiga pindala või mille tulemusel kadus osa liike, jääb liikide arv muutuma seni, kuni see tasakaalustub liigirikkuse-pindala seosega määratu juures. Aega, mis kulub häiringust (tihti räägitakse pindala vähenemisest) ja sellega kaasnevast elupaiga kandevõime langusest kuni uue, stabiilse liikide arvuni jõudmiseni, nimetatakse

taastumisajaks („relaxation time“). Seega mõeldakse häiritud elupaiga korral „relaxationi“ all lokaalseid väljasuremisi.

MacArthur ja Wilson (1967) keskendusid oma teoorias just saartele, pöörates vähe tähelepanu olukorrale, kus elupaiga pindala väheneb. Samas on nende lihtsama süsteemi kirjeldamise tulemused ka keerukamate süsteemide mõistmise jaoks põhjanevad. Nii on saarte biogeograafia teooriast edasi arendatud metapopulatsioonide teooria, mis kirjeldab paremini näiteks inimtegevuse toimet killustunud elupaiku. Väljasuremisvõlga uuritakse sageli elupaigafragmentides, mille maatriks on palju sobilikum elupaik, kui saarte elustiku jaoks ookean seda on. See vaatlusaluse elupaiga vähesem eristusaste teeb ka liigirikkuse ja elupaiga pindala seosed segasemaks ja võib need lausa oodatust teistpidi keerata, nagu ilmnes näiteks Evans jt. (2017) uuringus.

2.2. Kuidas väljasuremisvõlga uuritakse?

Peamiseks väljasuremisvõlga põhjustavaks häiringuks, mida väljasuremisvõla vaatluslikes uuringutes käsitletakse, on elupaiga pindala vähenemine. See on ka loogiline, kuna on kerge väita, et kahekümne esimese sajandi kõige iseloomulikumaks looduskaitseprobleemiks on just elupaigakaost tingitud väljasuremine (He ja Hubbell 2011). Muutusi elupaikade pindalas on suhteliselt kerge mõõta ja ka ajas jälgida. Digiteeritud ajaloolised aerofotod ja kaardid on siinkohal väärtuslikud teabeallikad, mis on just viimasel kümnendil kättesaadavaks saanud. Üks variant väljasuremisvõla tuvastamiseks on kasutada liigirikkuse-pindala seost. Samas kliimamuutuse mõju uurides arvutatakse välja liikide ning koosluste temperatuuriindekseid, kasutades liikide areaalide keskmisi temperatuure.

Väljasuremisvõla suurust ehk liikide hulka, mis kooslusest taastumisprotsessi jooksul kadumas on, on atraktiivne hinnata. Väljasuremisvõla suurus on koosluse algne liigirikkus, millest on lahutatud lõplik liigirikkus ning häiringu käigus kohe hävinud liigirikkus (Kuussaari jt. 2009). Selle hindamise jaoks on tarvis teada elupaiga kandevõimet nii enne kui ka pärast häiringut. Eelmisel sajandil kasutati väljasuremisvõla hindamist praeguse massiväljasuremise kvantifitseerimiseks, leides, et peatsete väljasuremiste hulk on 1000-10 000 korda kõrgem väljasuremiste taustkiiruse poolt ette kirjutatust (Pimm jt. 1995). Kuid väljasuremisvõla eeldamist selle järgi, et varasemas elupaigas A_1 oli $S_1=cA_1^z$ liiki, nüüd on elupaik kahanenud, nüüd mahub sinna järelikult näiteks $S_2=cA_2^z$ liiki, on ka kritiseeritud. On näidatud, et lihtsa liigirikkuse-pindala seose põhjal arvutatavad tulevaste väljasuremiste mahud on alati üle hinnatud ning ajaskaalad liialt pessimistlikud, seega ka Pimmi jt. väide (He ja Hubbell 2011). Kindlam ja ka lihtsam on väljasuremisvõla olemasolu kõigest tuvastada,

täpsemalt tulevikku ennustamata. Siiski on heade andmete olemasolul võimalik konkreetse liigi tuleviku kohta mudel koostada ja selle põhjal öelda, millise tõenäosusega väljasuremine toimub (Schtickzelle jt. 2005, Kuussaari jt. 2009). Reaalsusega on deterministlikest ennustustest paremas kooskõlas juhuslike protsesside teooriast pärinevad mudelid, mis annavad hinnangu ka erinevate tulemite tõenäosustele (Halley ja Iwasa 2011).

Väljasuremisvõla leidumine sõltub raamistikust, kus seda vaadata. Võib valida staatilise taustsüsteemi, kus elupaiga seisund küll varem muutus, kuid jääb praegusega võrreldes enam-vähem samaks, või seada liikuva taustsüsteemi, mis arvestab mõne prognoosiga, nagu kasvav jahisurve või ka edasine elupaiga kadu, nagu Hanski jt. (1996). Ennustus, kus kasutatakse pessimistlikumat tulevikuvaadet, leiab väljasuremisvõlga enamatest paikadest kui selline ennustus, mis eeldab praeguse olukorra jätkumist. Enamasti prognoose ei kaasata, kuna ei suudeta luua head mudelit asurkondade käitumise kohta, kuhu saaks siis sisestada võimalikke mõjureid. Kuid detailsemates uuringutes on sedagi tehtud, nagu Schtickzelle jt. (2005), mis analüüsis ka erinevate võimalike elupaigataastamisprojektide mõju.

3. Materjalid ja meetodid

Siinse töö metoodika lähtub süstemaatilise kaardistamise juhistest (Collaboration for Environmental Evidence 2018).

Põhiküsimus, millele kaardistamise käigus vastust otsiti:

Milline on elupaiga muutustest tingitud väljasuremisvõla esinemine putukapopulatsioonides?

Kaardistatavaid uuringuid kirjeldavad kriteeriumid:

Uuritavad: Putukate populatsioonid ja kooslused

Mõjur: Elupaiga häiritus, elupaiga kvaliteedi langus, elupaiga kadu

Võrdlusmaterjal: Häirimata elupaik

Lõpptulemused: Väljasuremisvõla olemasolu, väljasuremisvõla suurus

Saamaks ülevaadet väljasuremisvõla empiirilistest uuringutest putukatel, eeldasin esmalt, et Kuussaari jt. (2009) ülevaateartiklis on kõik kuni aastani 2007 ilmunud tööd käsitletud. Aastal 2008 ja hiljem välja antud artiklite leidmiseks kasutasin Clarivate Analyticsi teadusväljaannete otsingumootorit Web of Science (internetiaadress <http://webofknowledge.com>). Otsingu teostasid Web of Science Core Collectioni piires. Otsingufraasina kasutasin termini ingliskeelset vastet (extinction debt) ilma jutumärkideta. Keerulisema otsingustringi kasutamist ei pidanud ma vajalikuks, kuna tõenäoliselt toob iga väljasuremisvõla teemal tehtav teadustöö selle küllalt prominentsel kohal esile. Tegin teemaotsingu (ing. k. Topic search), mis tähendab, et otsingumootoril paluti tagastada artiklid, kus mõlemad otsingufraasi sõnad leidsid kas artikli pealkirjas, resümees või eraldi välja toodud märksõnades. Otsingu, esialgu artiklite hulgas, mis on ilmunud alates aastast 2009, tegin septembris 2019 ja sain 501 vastet. Hilisemas etapis lisasin nendele ka aastal 2008 ilmunud uuringud.

Et hoida ulatus pigem liiga laia kui liiga kitsana, siis edasi filtreerisin peamiselt pealkirja ja resümeed ning mõnikord ka juba täisteksti lugedes välja need, mis kindlalt ei puudutanud loomi. Selle sammu lõpuks olid eemaldatud artiklid, mis olid näiteks hoopis juriidikaalased, ilma seoseta elusloodusega. Lisaks soovitutele jäid siin alles hulk lühikeste ja lüüvate pealkirjade, kuid esmapilgul ebaselge rõhuasetusega artikleid. Alles jäi 316 artiklit.

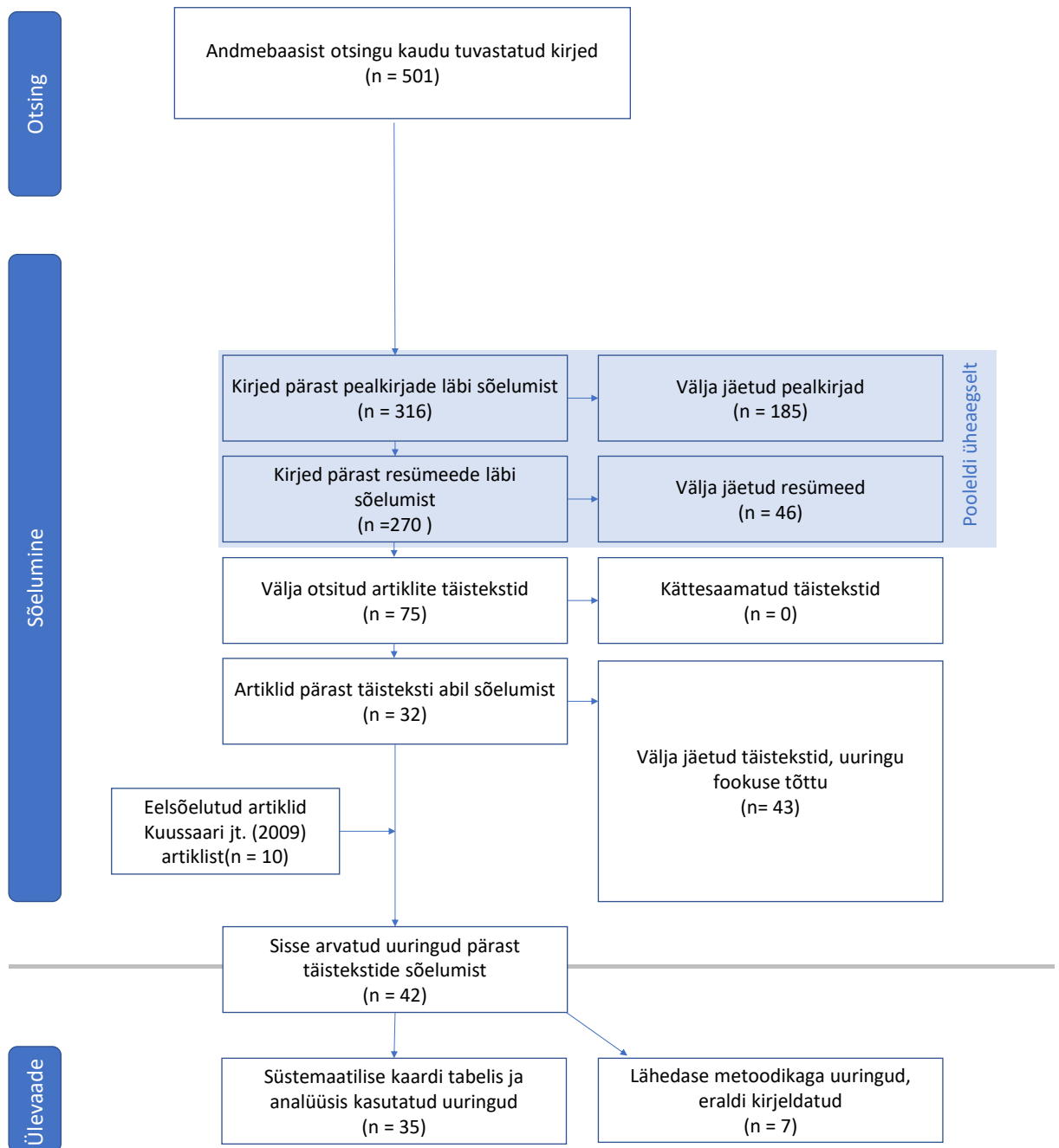
Seejärel lugesin hoolikamalt artiklite resümeesid ning eemaldasid need, mis käsitlesid vaid taimi. Peale seda sammu jäi alles 270 artiklit. Järgmise sammuna lugesin artiklite täistekste niipalju, et aru saada, kas artikkel oli puhtteoreetiline, näiteks väljasuremisvõlas

populatsioonide mudelite analüüs (nt. Osmond ja Klausmeier 2017), või sisaldas ka empiirilisi andmeid konkreetse juhtumi kohta. Empiirilisi artikleid leidsin 223. Seejärel vaatasin üle ka aastal 2008 välja antud tööd ning lisasin eelmistele, kokku sain 239 artiklit. Koos Kuussaari jt. (2009) artiklis tabelis 1 toodutega leidsin loomi empiiriliselt uurinud väljasuremisvõla teemalisi artikleid 259.

Kuna see ulatus oli tavapärase bakalaureusetöö mahu jaoks laiavõitu, valisin leitud hulgast välja need artiklid, mis uurisid väljasuremisvõlga putukatel. Tegin arbitraarse otsuse jätta välja artiklid, mis vaatasid teisi lülijalgseid, kakanditest hooghännalisteni, kuid putukaid ei puudutanud. Nimekirja jäi alles 75 artiklit.

Neid lugesin hoolikamalt, et leida üles need, mis hindasid väljasuremisvõla olemasolu ja parimal juhul ka suurust. Paljud artiklid sisaldasid väljasuremisvõla mõistet vaid võimalikkuse ja soovitusliku edasise uurimisteenamana muuteemalise uuringu aruteluosas (nt. Jain jt. 2018, Merriam ja Petty 2016). Panin tähele, et kui mingi konkreetse artikli täistekstist otsida sõna „debt“ ja vasteid leiti 2-4, polnud artikkel suure tõenäosusega uurinud väljasuremisvõla olemasolu, vaid kõigest mainis seda. Kui neid oli 10-17, siis suure tõenäosusega oli tegu artikliga, mis uuris just väljasuremisvõlga ja jõudis ka siinsesse tabelisse 1. Need artiklid, mis keskendusid ainult taasisustamisele ja sisserrändeviibile, jäid siinse töö vaatluse alt välja. Artiklite filtreerimisprotsessi kirjeldab visuaalsemalt joonis 1. Siinses tabelis 1 on kokku 35 tööd, millest 10 võtsin Kuussaari jt. (2009) tabelist 1.

ROSES voodiagramm süstemaatilistele kaartidele. Versioon 1.0



Joonis 1. Süstemaatilise kaardi koostamise voodiagramm (Haddaway jt. 2017).

Lihtne otsingufraas „extinction debt“ ei pruukinud katta kõiki uuringuid, mis vaatlesid võimalikke viibeid populatsioonide allakäigul. Ei saa välistada, et mõnes artiklis jäi väljasuremisvõla mõiste resümeeist ja märksõnadest välja, ehkki töö kehandis võis sees olla. Mingil määral on sünonüümina kasutusel ka „time-lagged extinction“. Lisaks tehti otsing vaid piiratud andmebaasis. Otsingu läbiviija poolsetest vigadest on võimalik näiteks kallutatud enamtsiteeritud artiklite poole, mida lugesin hoolikamalt.

4. Tulemused

Tabel 1. Putukate väljasuremisvõlga empiirilisel uurinud artiklid. Lähenemine tähistab meetodilist kategooriat, sealjuures 5 on kõige põhjalikum (vt. peatükk 4.2.).

Lähenemine	Leiti võlg?	Uuritud putukarühmad	Elupaigatüüp, mets	Ajaskaala	Ruumiskaala	Paik	viide
1 jah		Abax parallelepipedus	mets, hekid	40a	elupaigalaigud	Prantsusmaa	[1]
1 jah (ja ei)		veeseligrootud	oja, metsas vs põllul	40a	ojad, eri ümbrusskaalad	Põhja-Carolina	[2]
1 osaliselt makstud		Phasmatodea, Lepidoptera	vihmamets	190a	elupaigalaigud	Kagu-Aasia	[3]
1 jah		Lepidoptera	vihmamets	30a	kogu ecoregion	Lääne-Aafrika	[4]
1 ei		Lepidoptera	poollooduslik rohumaa	50a	elupaigalaigud, ümbrus 2km	EL	[5]
1 osaliselt makstud		Lepidoptera	alvar	80a	elupaigalaigud, ümbrus 2km	Eesti	[6]
1 jah		Coleoptera, Hemiptera	loorberimets	600a, 300a	saared	Assoorid	[7]
1 jah/osaliselt makstud		Odonata, Orthoptera	üldine	100a	riigid	EL	[8]
1 jah		Diptera, Lepidoptera, Hymenoptera	poollooduslik rohumaa	45a	elupaigalaigud, ümbrus 2km	Rootsi	[9]
1 jah (ja ei)		Lepidoptera	mägirohumaa	60a	elupaigalaigud, ümbrus 1km	Oregon	[10]
1 jah		palju rühmi	kuiv rohumaa	50a	elupaigalaigud	Austria	[11]
1 osaliselt makstud		Diptera, Lepidoptera, Hymenoptera	looduslik vs põld	20a	elupaigalaigud, ümbrus 100m, 1km	Texas	[12]
1 jah		Coleoptera	tammemets	60a	elupaigalaigud, ümbrus 500m	Jaapan	[13]
1 jah		Coleoptera, Lepidoptera	mets	200a	kogu riik 10x10km ruutudena	Taani	[14]
1 jah		Diptera	tammemets	0-20a	elupaigalaigud, ümbrus 4,8km	Prantsusmaa	[15]
1 osaliselt makstud		Coleoptera	poollooduslik põlluserv	1-5 a	elupaigalaigud, ümbrus 50m, 500m	Prantsusmaa	[16]
1 osaliselt makstud		Coleoptera	laialehine mets	80a	2x2km ruudud	Inglismaa	[17]
1 jah		Coleoptera, Diptera	erinevad	500a	elupaiga ulatus saare kaupa	Kanaari saared	[18]
1 ei		Lepidoptera	kõrkjasiiliia rohumaa	50a	elupaigalaigud, ümbrus 1km	Kataloonia	[19]
1 ei		Lepidoptera	poollooduslik rohumaa	130a, 40a	elupaigalaigud, ümbrus 500m	Soome	[20]
1 osaliselt makstud		Coleoptera 3 liiki	laialehine mets	70a	puu, maastik ajaloo kaupa	Tšehhi	[21]
1 osaliselt makstud		Apis mellifera, Hymenoptera	pool/looduslik vs muu	10a	elupaigalaigud, ümbrus 1,5km	Brasiilia+Texas	[22]
1 ei		Coleoptera, Lepidoptera, Orthoptera	mägirohumaa	2000a	elupaigalaigud	Itaalia	[23]
2 osaliselt makstud		Coleoptera	mets	täpsustamata	kogu riik	Soome	[24]
2 osaliselt makstud		Coleoptera	taigamets	50a	kogu riik	Soome	[25]
2 jah		Coleoptera 6 liiki	vana kuusetraigamets	50a	elupaigalaigud	Soome+Karjala	[26]
2 jah		Lepidoptera	tammemets	40a	elupaigalaigud, ümbrus 1km	Jaapan	[27]
2 jah		Leucorrhinia pectoralis	järv	täpsustamata	elupaigalaigud	Eesti	[28]
2 jah		Coleoptera	õõnes tamm	täpsustamata	puu+30m EP-laiguna, ümbrus 2km	Norra	[29]
3 (jah ja) ei		Coleoptera	eukalüptimets vs mänd	5a, 22a	elupaigalaigud ja nende ümbrus	Austraalia	[30]
4 jah		Arthropoda	samblakiht kivi peal	6-12 kuud	elupaigalaigud (väike skaala)	Inglismaa	[31]
4 osaliselt makstud		Lepidoptera	paepealne rohumaa	kuni 100a	elupaigalaigud	Belgia	[32]
5 jah, elupaiga trendil		Melitaea cinxia	kuiv rohumaa	20a	elupaigalaigud, maastik	Soome	[33]
5 jah		Euphydryas aurinia	poollooduslik rohumaa	täpsustamata	elupaigalaigud, maastik	Belgia	[34]
5 jah		Hipparchia semele	nõmm	60a	kogu riik 5x5km ruudukestena	Holland	[35]

Viited: [1] – Petit ja Burel (1998), [2] – Harding jt. (1999), [3] – Brook jt. (2003), [4] – Larsen (2008), [5] – Krauss jt. (2010), [6] – Sang jt. (2010), [7] – Triantis jt. (2010), [8] – Dullinger jt. (2013), [9] – Bommarco jt. (2014), [10] – Highland & Jones (2014), [11] – Zülka jt. (2014), [12] – Cusser jt. (2015), [13] – Yamanaka jt. (2015), [14] – Flensted jt. (2016), [15] – Herrault jt. (2016), [16] – Alignier ja Aviron (2017), [17] – Neumann jt. (2017), [18] – Otto jt. (2017), [19] – Guardiola jt. (2018), [20] – Lampinen jt. (2018), [21] – Miklín jt. (2018), [22] – Cusser jt. (2019), [23] – Marta jt. (2019), [24] – Hanski (2000), [25] – Hanski ja Ovaskainen (2002), [26] – Laaksonen jt. (2008), [27] – Soga ja Koike (2013), [28] – Iversen jt. (2016), [29] – Pilskog jt. (2018), [30] – Evans jt. (2017), [31] – Gonzales ja Chaneton (2002), [32] – Polus jt. (2007), [33] – Hanski jt. (1996), [34] – Schtickzelle jt. (2005), [35] – Strien jt. (2011).

4.1. Uuringute geograafiline jaotus

35st uuringust 25 ehk ligi kolmveerand uurisid putukate väljasuremisvõla olemasolu mõnes Euroopa riigis. Uuringutest 4 oli tehtud Põhja-Ameerikas, täpsemalt USA-s. Leidis 3 artiklit, mis käsitlesid Aasia riike, milledest 2 Jaapanit. Veel oli üks uuring tehtud Lääne-Aafrika kohta (Larsen 2008), üks Kanaari saarte kohta (Otto jt. 2017), üks Austraalias (Evans jt. 2017) ja üks Brasiilias (Cusser jt. 2019). Selline jaotus on väga ebaproportsionaalne, eriti arvestades troopikaalade palju suuremat putukarikkust, kuid samas ootuspärane, arvestades esimese maailma riikide majanduslikku küllust ning pikaajalisi teadustraditsioone.

Euroopa riikide uuringuid edasi jaotades ilmnes pilt, mis on toodud tabelis 2. Soovisin teada saada, milline on tööde jaotus võrreldes putukate liigirikkusega neis riikides. Selleks kasutasin Entlingu jt. (2012) uuringut, mille raames oli tehtud püüke enamikus Euroopa riikides ja seda erinevates elupaikades. Antud riigist leitud lüljalgsete liha- ja taimetoiduliste liikide arve kokku liites sain võrdlusarvu, mida kasutasin riikide suhtelise putukate liigirikkuse hindamiseks.

Tabel 2. Väljasuremisvõla uuringute suhteline kaetus Euroopa riikides. Eri riikide lüljalgsete liigirikkuse võrdlusarvud: Entling jt. (2012). Õiglane uuringute arv näitab, mitu uuringut 47-st (tegeliku uuringute arvu tulba summa) oleks proportsionaalne selles riigis läbi viia. Suhteline kaetus 1 (tähistatud rõhtjoonega) tähendab sama head väljasuremisvõla uuringutega kaetust, nagu on Euroopal (v.a. Iirimaa ja Venemaa) keskmiselt.

Euroopa riik	Liigirikkuse suhtarv	Õiglane uuringute arv	Tegelik uuringute arv	Suhteline kaetus
Soome	2836	1,3	7	5,6
Eesti	2376	1,0	3	2,9
Belgia	3276	1,4	3	2,1
Suurbritannia	3341	1,5	3	2,0
Rootsi	3473	1,5	3	2,0
Taani	2896	1,3	2	1,6
Holland	3207	1,4	2	1,4
Prantsusmaa	7909	3,5	4	1,1
Hispaania	6911	3,0	3	1,0
Tšehhi	4705	2,1	2	1,0
Norra	2551	1,1	1	0,9
Saksamaa	5289	2,3	2	0,9
Austria	5544	2,4	2	0,8
Portugal	3123	1,4	1	0,7
Itaalia	8258	3,6	2	0,5
Poola	4470	2,0	1	0,5
Ungari	4565	2,0	1	0,5
Rumeenia	4604	2,0	1	0,5
Šveits	4611	2,0	1	0,5
Slovakkia	4678	2,1	1	0,5
Kreeka	4843	2,1	1	0,5
Bulgaaria	5032	2,2	1	0,5
Leedu	1879	0,8	0	0,0
Läti	2317	1,0	0	0,0
end. Serbia ja Mon.	3824	1,7	0	0,0

Lisaks tabelis 2 toodutele vaatles üks uuring ka Iirimaa ning üks Venemaa, kuid neid riike Entling jt. (2012) ei kaasanud, seega polnud autoril võtta nende jaoks lüljalgsete liigirikkuse võrdlusarvu ja need jäid tabelist välja. Venemaa jaoks oli see Karjalat hõlmanud uuring (Laaksonen jt. 2008) ainus, mis teeb sealse kaetuse suhteliselt kehvaks. Iirimaa

putukakooslus on riigi saarelisuse tõttu aga suhteliselt vaene (Entling jt. 2012), mis tõstab selle riigi tabeli keskmike hulka.

Tuleb märkida, et ühekohaline arv uuringuid terve väiksema riigi putukapopulatsioonide kohta, nagu näha tabelist 2, on siiski madal, arvestades putukate liigirikkust. Valdav enamik uuringuid ei hinnanud väljasuremisvõla suurust. Seega on tehtud uuringute põhjal võimalik looduskaitseliste tegevuste jaoks vaid vihjeid leida, mitte luua tervikpilti. Soome suhteliselt väga head väljasuremisvõla uuringutega kaetust saab selgitada Ilkka Hanski (1953-2016) ja tema õpilaste teedrajavate töödega ökoloogias, mis hõlmas ka väljasuremisvõlale tähelepanu juhtimist, eriti intensiivse metsanduse kontekstis, ning nähtuse uurimise meetodika arendust. Väljasuremisvõla esinemise määr on ilmselt erinevates riikides erinev, olemata tingimata proportsionaalne liigirikkusega. Enam väljasuremisvõlga võiks leida riikidest, mille maastikes toimunud muutused on hiljutised ning laialdased, kuid samas mitte liialt laialdased.

4.2. Tööde kategoriseerimine lähenemise alusel

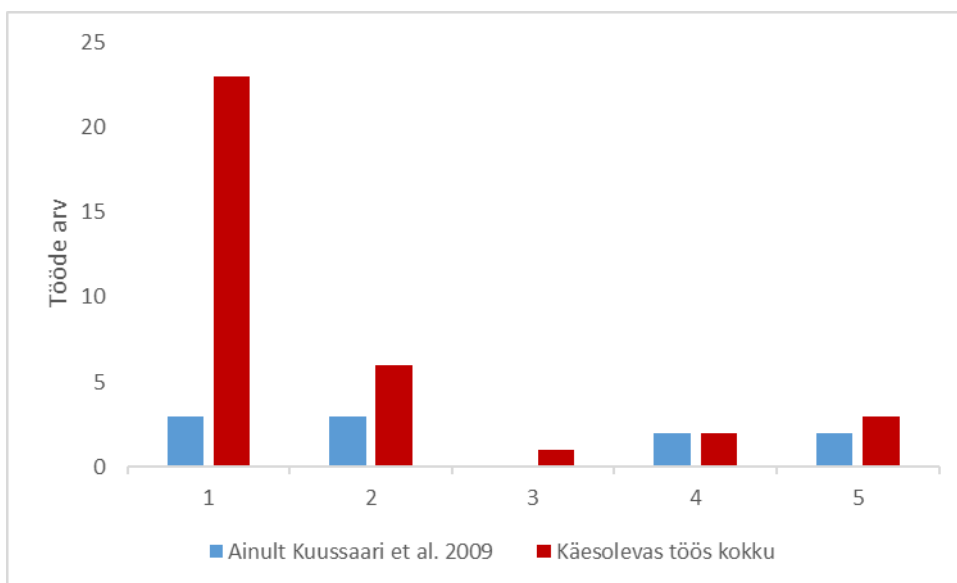
Ökoloogiliste süsteemide keerukuse tõttu tuleb vaatlusliku uuringu abil väljasuremisvõla olemasolu ja suuruse hindamiseks süsteemi taandada nii, et loetud arv hästi mõõdetavaid muutujaid seostatakse liigi tõenäolise ellujäämisega. Uurimisaluse koosluse või liigi elupaigast on võimalik koguda erinevaid andmeid elupaiga muutuste kohta, mis leiuandmeid appi võttes võimaldavad hinnata väljasuremisvõla olemasolu koosluses. Kuussaari jt. (2009) kirjeldasid viit väljasuremisvõla uuringutes kasutatud lähenemist, mida eristab saadaolevate elupaiga- ning liigiandmete kvaliteet ja analüüsi sügavus, seega ka tulemuste detailsus. Siinkohal olgu need ümber öelduna ära toodud.

1. kategooria tööd otsivad, kas hetke elurikkus on seotud varasemate maastikuparameetrite (paremate) väärtustega. Kui tänapäevast elurikkust ei saa seletada praeguse elupaiga olukorraga, vaid ainult varasemaga, siis on tuvastatud väljasuremisvõlg. Kui vaid praegusel ja mitte varasemal olukorral leitakse mõju elurikkusele, siis väljasuremisvõlga ei leitud. Kui mõju on nii praegusel kui ka varasemal olukorral, siis on tegu osaliselt makstud võlga. See meetod ei võimalda väljasuremisvõla suurust hinnata.
2. kategooria tööd hindavad väljasuremisvõlga praegusi elupaiku võrreldes, millest osad on hiljuti häiritud, nagu näiteks pindala vähenemise või fragmenteerumise teel, ja teised on endised ja eeldatakse seega tasakaalus olema. Nii saab hinnata

väljasuremisvõla suurust kadumisele määratud liikide arvu osas, võrreldes muutunud elupaiga liigirikkust tavaolukorraga. Tavaolukorra liigirikkus võetakse kas konkreetse võrdlusala samal ajal tehtud uuringust või varasemast sarnase elupaiga kohta teada olevast.

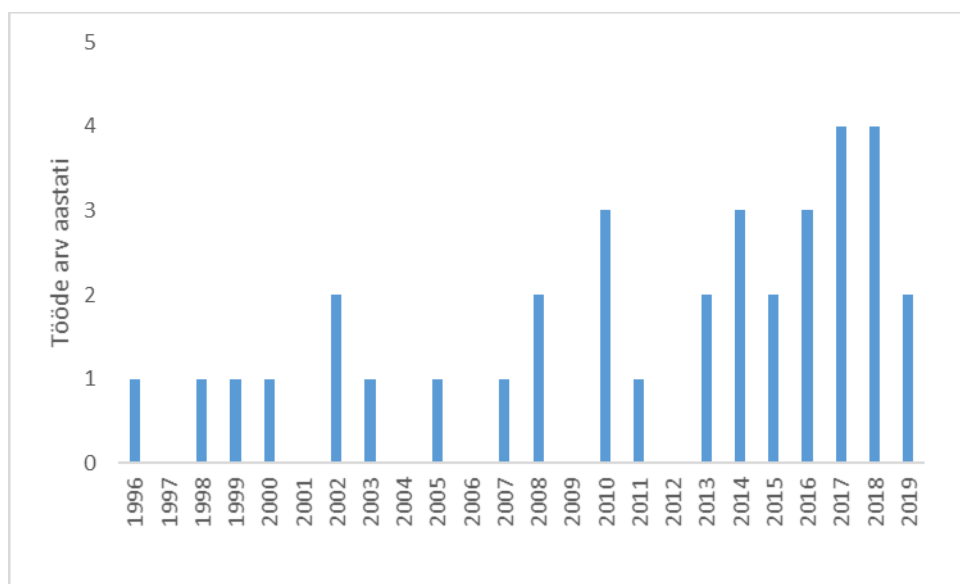
3. kategooria tööde puhul on teada konkreetse elupaiga parameeter (pindala) ja ka liigirikkus enne ja pärast häiringut. See võimaldab uutele tingimustele vastavat liigirikkust hinnata täpsemalt kui 2. kategooria töös. Lisaks on võimalik hinnata häiringu käigus toimunud koheste väljasuremiste arvu, ning ka liikide arvu, kes on sellest elupaigast veel kadumas.
4. kategooria töödel on olnud kasutada korduvad vaatlusandmed nii liikide esinemise kui elupaiga kvaliteedi (pindala) muutuste kohta. Piisavalt pikki aegridu pole tänaseks just liiga palju saadaval, kuid kui on, siis see võimaldab varasemate väljasuremiste aegu otse välja arvutada ning nende abil ekstrapoleerida ka tulevast liikide kao kõverat, sõltuvalt allesjäänud elupaigast.
5. kategooria tööd põhinevad konkreetse liigi esinemisandmetel ning loovad nende põhjal mudeli, mis kirjeldab liigi esinemise tulevikku nii ajas kui ruumis. Kõrgekvaliteediliste leiuandmete olemasolul on võimalik usaldusväärselt väita, et kui ühes piirkonnas viis teatud elupaigatingimuste esinemine liigi metapopulatsiooni kaoni, ja teise, veel asustatud piirkonna parameetrid on küllalt sarnased, siis on ka teisest paigast liik teatud kindla aja järel kadumisele määratud.

Nendesse kategooriatesse jagasin ka leitud uuemad empiirilised uuringud.



Joonis 2. Leitud väljasuremisvõla empiirilised uuringud putukatel jagatuna meetodilistesse kategooriatesse Kuussaari jt. (2009) järgi.

Enamik leitud artikleid langesid 1. kategooriasse (vt. joonis 2). 1. kategooria uuringute suurt osakaalu selgitab tõik, et need vajavad vaid üht välitööperioodi, sellal kui 3. ja kõrgema kategooria tööd vajavad ka liikide esinemise andmeid minevikust, mida on harva leida. 2. kategooria uuringud vajavad kas varasemaid liikide andmeid või nende saamiseks välitöid ka häirimata elupaikades, mille asemel 1. kategooria võimaldab kasutada näiteks vanu aerofotosid ja töömahtu niimoodi kokku hoida. Vanade kaartide digiteerimine ja nendest ning ajaloolistest aerofotodest andmebaaside loomine on viimasel ajal hoogne olnud ja paljud neist on ka tasuta saadaval, nagu Eesti Maa-ameti kaardiserver. See teeb 1. kategooria väljasuremisvõla hinnangu tegemise suhteliselt lihtsaks.



Joonis 3. Tabeli 1 artiklid ilmumisaastate kaupa.

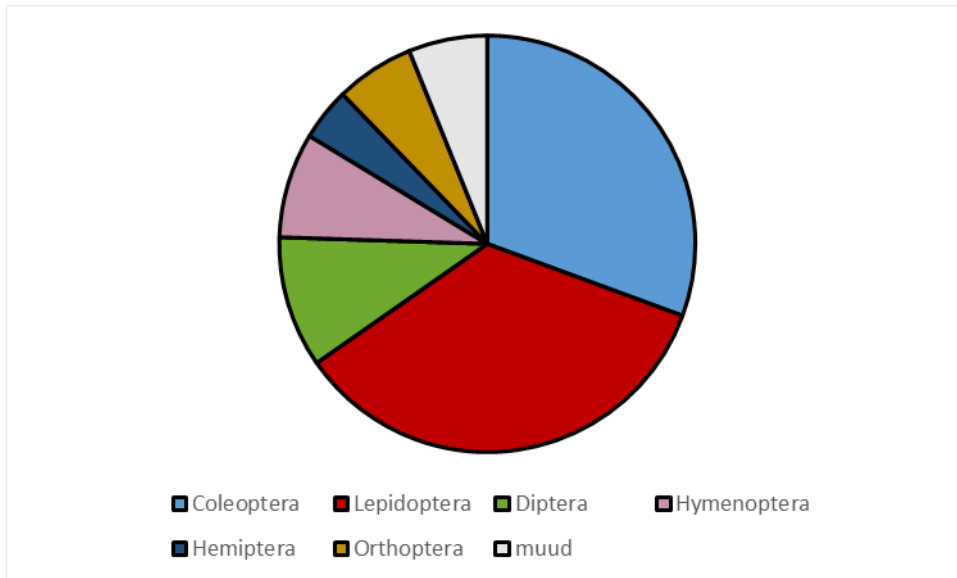
Väljasuremisvõla tuvastamise protsessi kirjeldasid Kuussaari jt. (2009) hästi ära, andes senise elupaigakao abil eriti 1. kategooria hinnangu tegemiseks tööjuhised küllalt ette. Nagu jooniselt 3 on näha, on pärast tolle artikli ilmumist väljasuremisvõla empiirilisi uuringuid palju enam tehtud. Küllalt palju on ka Kuussaari jt. (2009) artiklit ennast viidatud uuringu kavandamise alusena (nt. Cusser jt. 2015).

Tabeli 1 tulp „Leiti võlg?“ kirjeldab peamiselt, kas artikli autorite endi sõnutsi leiti väljasuremisvõlg. „Osaliselt makstud“ tähistab olukorda, kus praegusel elurikkuse tasemel on seos nii elupaiga endise kui ka praeguse seisundiga.

4.3. Uuringute taksonoomiline jaotumine

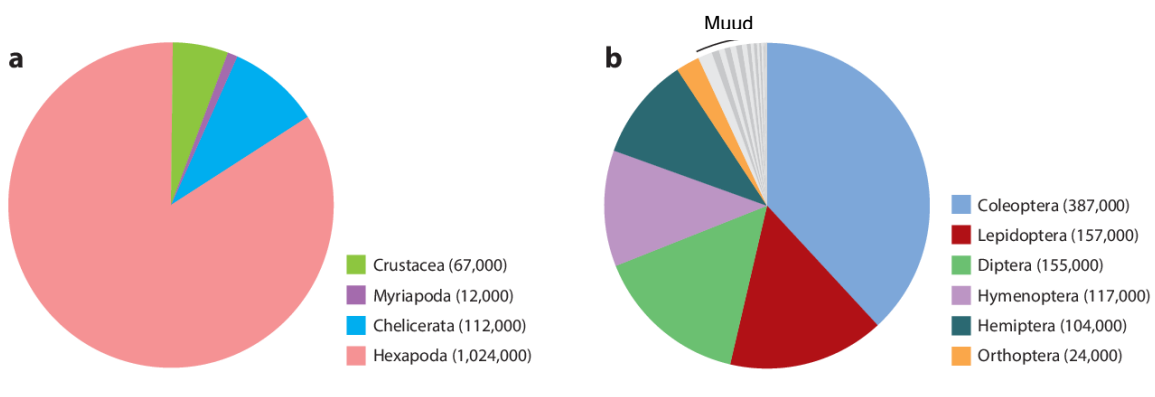
Tabelis on 35 tööd, millest 17 kaasasid uuringusse liblikaid, 15 mardikaid, 5 kahetiivalisi, 4 kiletiivalisi, 3 sihktiivalisi, 2 nokalisi, 2 kiililisi ja 1 raagritsikaid. Lisaks võib

mainida, et hooghännalisi, keda enam putukate hulka ei loeta, uuriti tabelisse jõudnud töödest kahes (Gonzales ja Chaneton 2002, Zulka jt. 2014). Kahe kogu putukakooslust määranud uuringu jaoks polnud leitud seltside nimekirju saadaval ning need jäeti sellest jaotusest välja.



Joonis 3. Tabeli 1 uuringute jaotus putukaseltside kaupa. Diagrammi joonisega 4 kõrvutades saab seltside sarnase paigutuse ja värvikoodi abil visuaalselt võrrelda uuringute arvu ja liigirikkuse suhteid.

Kui võrrelda väljasuremisvõla uuringutes puudutatud putukarühmade kaetust nende rühmade liigilise mitmekesisusega, näeme, et uuringud on põhilised putukate seltsid katnud, kuid mitte proportsionaalselt (joonised 3 ja 4). Liblikate uuringuid on umbes kaks korda rohkem kui liigirikkus ette näeks, enam on uuritud ka sihktiivalisi. Suurimad kaotajad on nokalised. Kaetuse ebaproportsionaalsus tuleneb ilmselt karismaatilisuse erinevustest seltside vahel. Samas ei saa eeldada, et väljasuremisvõlg kõigis seltsides tingimata proportsionaalse sagedusega esineks.



Joonis 4. Maismaalüliljalgsete proportsionaalne liigiline mitmekesisus. Stork 2018.

4.4. Uuringute jaotus elupaigatüübiti

Leitud 35 artikli hulgast 16 ehk peaaegu pooled keskendusid just metsamaastikule potentsiaalselt väljasuremisvõlas liikide elupaigana, otsides metsa hävimise, fragmenteerumise ning intensiivse majandamise viibega mõju (tabel 1). Kõik need uuringud leidsid mingil määral väljasuremisvõlga. See viitab, et metsaputukad reageerivad elupaiga degradeerumisele tihti viibega. Seega võib nende hulgas ette näha veel paljusid lokaalseid väljasuremisi. Nõrgim võlg ilmnis uuringus, mis võrdles elupaigana kohalikku eukalüptimetsa ja katseliselt alles jäetud metsafragmentide ümber istutatud võõrmänniistandust. Kohalikel jooksiklastel leiti fragmentides väljasuremisvõlg, mis aga jätku-uuringu käigus leiti olevat kadunud, kuna juba veidi kasvanud männid lõid neile piisavalt hea elupaiga (Evans jt. 2017). Tegu on positiivse näitega, kus võlg mitte ei saanud makstud, vaid elupaigas taastus vana kvaliteet ja ökoloogiline tasakaal, võlg nii-öelda kustutati.

Kolmandik artiklitest (12) olid suunatud ainult erinevat tüüpi rohumaade uurimisele. Neist 10 puudutasid poollooduslikke rohumaad, mille allakäigule on paljudes paikades tõuke andnud intensiivistuv põllumajandus. Kahes töös olid vaatluse all looduslikud mägirohumaad (Highland ja Jones 2014, Marta jt. 2019). Rohumaade uuringutest 7 leidsid väljasuremisvõla ning 5 ei leidnud. Võla puudumise seletuseks on pakutud, et väljasuremisvõlg võib neil rohumaaputukate kooslustel olla juba makstud (Krauss jt. 2010). Mitu rohumaauuringut, mis vaatasid lisaks putukatele ka taimi, leidsid võla rohumaataimede hulgas, kuid mitte neid tolmeldavatel putukatel (Krauss jt. 2010, Guardiola jt. 2018). Põhjusteks pakkusid Krauss jt. (2010) putukate paiknemist kõrgemal troofilisel tasemel, ehk seni veel esinevate toidutaimede juba tekkivat vähesust, aga ka lühiealiste putukate populatsioonide suuremat varieeruvust. Viimase seletuse uurimiseks tuleks keskenduda just artiklitele, mis otsivad korraga väljasuremisvõlga kas putukatel või mõnel muul lühiealisel rühmal ning mõnel pikaealisemal rühmal, nagu püsiktaimed. Tabeli 1 artiklite (35) hulgas oli selliseid 13. See vaatevinkel aga jäi siinse töö vaatluse alt välja.

Ära võiks märkida ühe uuringu, mille ruumi- ja ka ajaskaala olid eriliselt väikesed. Gonzales ja Chaneton (2002) viisid Põhja-Inglismaa nõmme lubjakivirahnudel läbi kaks katset, kus sammal kooriti kindla pindalaga laikude ümbert ära, jättes need liigirikkuse dünaamika mõttes saarteks meres. Teises katses lisati erineva liituse dimensioon. Kokku loeti ja morfofüübiti määrati kõik lüljalgsed, sealhulgas suur hulk lestalisi (*Acarina*) ja hooghännalisi (*Collembola*). Liigirikkuse dünaamikat jälgiti 12 kuud, mille jooksul eraldatud

fragmentide liigirikkus kontrollalaga võrreldes järk-järgult langes, näidates väljasuremisvõla maksmist.

4.5. Uuritud ajaskaalad

Väljasuremisvõla alaste tööde uurimisalused ajaskaalad on küllaltki varieeruvad (tabel 1). Uurimuste vahelised erinevused on üsna suured ega luba väljasuremisvõla kestuse osas kergelt üldistusi teha. Leidus töö, kus leiti praeguse putukate liigirikkuse seos metsa 600 aasta taguse pindalaga (Triantis jt. 2010) ning ka uuringuid, kus 50 aastaga oli võlg juba makstud (Krauss jt. 2010, Guardiola jt. 2018). Pikim võlg leiti loorberimetsast, mis varem kattis kõiki Assoori saari. Suurim säilinud metsa pindala oli Terceiral, kokku 23 km². Lühike võlg leiti Guardiola jt. (2018) uurimuses poollooduslikel rohumaalaikudel, millest suurima pindala oli uuringu ajal vaid 27 hektarit. Alignier ja Aviron (2017) leidsid 4 aasta tagusel maastikul ja majandamisrežiimil olevat suurema mõju põlluserva jooksiklaste kooslusele, kui praegusel. Ambitsioonikas uuring, kus otsiti Itaalia mägiaasade putukakoosluste seost Rooma kliimaoptimumi ajaga, ei leidnud sellel 2000 aasta tagusel miinimumpindalal olevat mõju tänasele kooslusele (Marta jt. 2019).

4.6. Väljasuremisvõla põhjused

4.6.1. Elupaikade ja nende liituse kahanemine

Kaks kolmandikku artiklitest (24) seostasid väljasuremisvõlga elupaigalaikude pindala kahanemisega. Paljud neist vaatlesid ka laikude ühendatuse ehk liituse vähenemist võimaliku võlga tekitava faktorina. Ainult liituse vähenemisele keskendus üks töö (Lampinen jt. 2018), mis hindas Lõuna-Soome elektriliinide aluseid sihte rohumaataimedele ja -liblikatele elupaigana. Leiti rohumaataimedele elurikkuse seos poollooduslike rohumaade kunagise esinemisega 500 meetri raadiuses, seega taimede väljasuremisvõlg. Liblikatel väljasuremisvõlg aga puudus. Tõenäoliselt oli liblikatel võlg juba makstud nende lühema eluea ja looduslikult varieeruvama asurkonnasuuruse tõttu, mis teeb neid stohhastiliselt haavatavamaks.

Elupaikade kahanemise mõjusid uurinud tööde hulgast 10 vaatlesid metsa pindala vähenemist. Sealhulgas 2 käsitlesid vihmametsa (võlg olemas), üks eukalüptimetsa (Evans jt. 2017, katseline fragmenteerimine. Võlga hiljem enam polnud, kuna juba kasvanud võõrmänniistandus osutus sobivaks elupaigaks), 2 loorberimetsa (võlg lausa sadade aastate jagu), 5 laialehist metsa (võlg olemas, neist mõnes osaliselt makstud), millest omakorda 3 just tammemetsa (võlg olemas), üks okasmetsa (Otto jt. 2017, Kanaari saartel, pikaajaline võlg). Ülejäänud kolm okasmetsas väljasuremisvõlga uurinud tööd keskendusid pindala vähenemise

asemel hoopis metsamajandamise intensiivsusele (vt. peatükk 4.6.2.). Leitu põhjal saab väita, et metsa pindala vähenemisel läheb sealsete putukakoosluste osaliseks välja suremiseks ja uue tasakaaluni jõudmiseks kaua, ning et väljasuremisvõla esinemine on sellisel juhul tõenäoliselt norm, mitte erand.

Kõik 12 rohumaid uurinud tööd muretsesid just nende pindala vähenemise mõjude pärast. Nii looduslike kui poollooduslike rohumaade hulgas leidis nii neid, kust putukate väljasuremisvõlga leiti, kui ka neid, kust ei leitud. Põhjuslikku mustrit väljasuremisvõla leidumise osas siinkohal ei tuvastatud.

Ülejäänud elupaigad, mille kahanemise mõjusid uuriti, olid hekiread põllumajandusmaastikus ning samblalaigud kivide peal. Hekiridasid vaadeldi väheneva elupaigana jooksiklase *Abax parallelepipedus* jaoks. Uuriti, kas nende kogupikkuse ning ühenduvuse (omavahel ning metsalaikudega) langusel 40 aasta võrdluses on ka viibega mõju, ja see leiti (Petit ja Burel 1998). Katseliselt uurisid fragmenteerumise ja ühendatuse mõju Gonzales ja Chaneton (2002), käsitledes elupaigalaikudena samblalaike lubjakivirahnudel.

4.6.2. Pidevad inimõjud

Neist artiklitest, mis elupaiga ulatust ega liitust ei uurinud (10), vaatlesid kolm metsamajandamise intensiivistumise mõju Soome okasmetsade mardikatele, leides väljasuremisvõla, mis mõnel juhul oli juba osaliselt makstud (Hanski 2000, Hanski ja Ovaskainen 2002, Laaksonen 2008). Ka Norra tammedel toituvaid saproksüülseid mardikaid uuriti metsamajandamise kontekstis. Sellel rühmal leidis väljasuremisvõlg, mis tuvastati rannikust ehk laevatamisteedest kaugemas metsas, kuna seal on majandatud lühemat aega. Rannikust kaugemal oli suurem nii mardikate liigirikkus kui ka arvukus. Samas ei leitud väljasuremisvõlga kitsamalt tammele spetsialiseerunud mardikatel (Pilskog jt. 2018).

Mitu uuringut käsitlesid elupaiga või seda ümbritseva ala põllumajandusliku majandamise intensiivsust väljasuremisvõla põhjustajana. Veega seotud putukaid uuriti kokku kahes artiklis, mõlemad hindasid väljasuremisvõla põhjustajaks põllumajanduse intensiivsust. Kahes Põhja-Carolina jõgikonnas leiti võlg ojapõhja selgrootute kooslustes. Nimelt oli elurikkus seotud 40 aasta taguse põllumajandusliku maakasutuse intensiivsusega, seejuures tugevalt just enam majandatud jõgikonnas. Sealjuures olid veeselgrootute arvukused kooskõlas just uuringu aegse maakasutusega. Varasema ajaloo mõju geograafiline ulatus oli suur, samas tänapäevase maastiku mõju oli suurim 1 km raadiuses vaadates (Harding jt. 1999). Teises artiklis uuriti suur-rabakiili (*Leucorrhinia pectoralis*) leidumist Eesti

järvemaastikel. Selles leiti, et suur-rabakiil eelistab Haanja taastatud tiikidel pisemaid järvi, valides elupaika ka taimestuse ja varju järgi, kuid eutrofeerumise tõttu kinni kasvavate järvedega maastikes lihtsalt suuremaid järvi. Seega esineb suur-rabakiil Eestis üldiselt oma niisist väljaspool. See, et taastatud ehk traditsioonilisele lähedasemas maastikus on elupaigaparametritel suurem seletusjõud kui taastamata, tänapäeval tavalistes maastikes, näitab suur-rabakiilil Eestis väljasuremisvõlga (Iversen jt. 2016).

Mitte kõik väljasuremisvõlga uurides ilmnenud seosed polnud autori jaoks intuiitiivsed. Texasese tehtud uuringus leiti virsikuistanduste tolmeldajakooslusel seos 20 aasta taguse maakasutusega nende ümbruses. Positiivne mõju leiti olevat varasemal põllumaa hulgal, mis tähendas suuremat tolmeldajate arvukust, kuid mitte mitmekesisust. Varasemal looduslikul maa-alal mõju ei leitud. Üks võimalikest põhjustest on tõik, et põldudel on maapinnal pesitsevatel mesilastel hea pesa teha. Oluline oli vaid maastik 100 meetri raadiuses, 2 kilomeetri skaalal toimunud polnud kooslusele mingit mõju (Cusser jt. 2015).

Ühes Prantsusmaa uuringus leiti herbitsiidiga töötlemisel ja karjatamisel olevat positiivne mõju jooksiklaste liigirikkusele poollooduslikus põlluservas, samuti avatud maastiku, nagu karjamaa või põllu lähedusel. Kummalisel kombel leiti just 4 aasta eest herbitsiidi kasutamisel olevat eriti hea mõju jooksiklaste liigirikkusele, 3 ja 5 aasta tagused mõjud olid tunduvalt väiksemad. Need jooksiklaste kooslused käituvad sarnaselt muude poollooduslike rohumaade kooslustega, vajades liigirikkuse säilitamiseks häiringuid, mis taimestikul liialt vohada ei laseks. Ka siin olid mineviku mõjud tugevamad lähemal, 50 meetri skaalal, kui laiemal, 500 meetri skaalal (Alignier ja Aviron 2017).

Tšehhis viidi läbi uuring kolme saproksüülse, suurte õõnsate tammedega seotud karismaatilise mardika esinemisest. Mardikate asurkonnad näitasid märke osaliselt makstud väljasuremisvõlast, mis on põhjustatud varasemalt poollooduslike puistute majandamise intensiivistumisest. Varasemad vähese võrastiku liitusega puistud on asendunud tihedama majandusmetsaga ning vanu tammesid on sellega seoses vähemaks jäänud, ning nendega koos ka mardikaid, aga mitte sama kiires tempos (Miklín jt. 2018).

Huvitav on laiahaardeline uuring Dullinger jt. (2013), mis võrdles üle Euroopa ohustatud liikide osakaalu kõigist selles riigis esinevatest antud taksonoomilise rühma liikidest. Seda näitajat kõrvutati riigi sisemajanduse kogutoodangu, rahvastiku tiheduse ning maakasutuse intensiivsusega aastatel 1900, 1950 ja 2000. Nii rohutirtsude kui ka kiilide jaoks leiti ohustatud liikide osakaalud olevat kaugelt kõige tugevamas seoses olukorraga aastal 1900. Rohutirtsude jaoks oli olulisim näitaja riigi sisemajanduse kogutoodang aastal 1900

ning teisel kohal sisemajanduse kogutoodang aastal 2000. Kiilide jaoks oli olulisim näitaja rahvastiku tihedus aastal 1900, teisele kohale jäid rahvastiku tihedus aastal 1950 ning maakasutuse määr aastal 1900. Artiklis on antud mõista, et kõik need mõjud on negatiivsed. Kuna kõik uuritud näitajad on Euroopa riikides selle aja jooksul kasvanud, võib eeldada, et ka ohustatud liikide osakaal jõuab neile järele, kuid tuleb välja, et viibega. Ohustatud liikide osakaalu tõustes toimuvad enamasti ka lokaalsed väljasuremised.

4.7. Lähedastel teemadel avaldatud uuringud

4.7.1. Geneetiline võlg

Muutustele elupaikades võib viibega reageerida ka asurkondade geneetiline mitmekesisus. Seda nähtust nimetatakse ka geneetiliseks võlaks. Geneetiline võlg väljendub olukorras, kus pärast populatsiooni kahanemist või fragmenteerumist on populatsioonis esinev geneetiline varieeruvus veel vastav varasemale populatsiooni seisundile, kuid aja jooksul on see geneetilise triivi tõttu määratud kahanema. Geneetilist võlga käsitlevaid töid leidsin kaks. Üks neist töödest (Habel jt. 2015) oli disainitud roheka taevastiiva (*Polyommatus coridon*) Kagu-Saksamaa lokaalpopulatsioonide geneetilise mitmekesisuse uurimiseks, otsides tõendeid geneetilisest vaesumisest. Seda ei leitud, ehkki rohumaaelupaigad ja nendevahelised ühendused olid tublisti kahanenud. Üllatavalt säilinud mitmekesisuse võimalikuks seletuseks pakuti geneetilise väljasuremisvõla olemasolu, kuid ka võimalust, et olemasolevate populatsioonide vahel siiski toimub oluline geenivool.

Väljasuremisvõlga on uuritud ka eksperimentaalpopulatsioonil. Vercken jt. (2013) uurisid parasitoidseid munakireslasi liigist *Trichogramma chilonis*, keda püüti kolmest erinevast maailma paigast ning lasti erinevas koguses suurtesse või väikestesse kastidesse. Valmikutele pakuti sobivat toitu (meetilku) külluses, kuid peremeesliigi – jahuleediku – mune vaid kindlal hulgal. Seejärel jälgiti asurkondade käekäiku viie põlvkonna vältel. Leiti, et esialgselt väiksemad populatsioonid surid ka mitme põlvkonna pärast tõenäolisemalt välja. Sel ajal olid populatsioonid olid juba jõudnud keskkonna kandevõimeni ning esialgne vahe asurkonna suurustes oli kompenseeritud, mis oleks ka väljasuremise tõenäosust ühtlustama pidanud. Geneetilist võlga pakuti ühena võimalikest seletustest. Réunionilt pärit munakireslased ei reageerinud väiksemale algpopulatsioonile negatiivselt, näidates kohastumist geneetilise pudelikaela juhtumite esinemisega.

4.7.2. Kliimavõlg

Looduskaitseks muutuvad üha olulisemaks teadmised kliimavõlast, ingl. k. „climate lag“. Kliimavõla all mõeldakse ajanihet kliimasoojenemise ja liigi levila muutuste vahel. Muutuv kliima, neis töödes võrreldud aastakeskmise temperatuuri dünaamika abil, tähendab, et liikide praegused areaalid muutuvad ühest servast liigile mingil määral vähem kõlblikuks ja teisest servast võib liikidel olla võimalus levikut laiendada. Laienemine ei pruugi käia lihtsalt, kuna võib näiteks liblikatel sõltuda toidutaimede aeglasest levimisest uutele, neile sobivaks muutunud aladele. Areaali ebasobivamaks muutunud alal on suur tõenäosus populatsioonide väljasuremisvõla tekkeks, mis koos uue ala aeglase hõivamisega võib halvendada liigi ohuseisundit.

Kliimavõla uuringud vajavad suhteliselt kõrgekvaliteedilisi andmeid. Leitud kolm uuringut langevad eelmainitud metoodika järgi kategoriseerides kõik 3. kategooria alla, ehk neil olid kasutada mitte ainult elupaiga, vaid ka liigirikkuse andmed nii enne kui pärast häiringut. Sealjuures Lewthwaite jt. (2018) saavutasid enamikus 4. kategooria andmekvaliteedi, suutes kirjeldada uuritud liikide levilate aegridu. Alates aastast 2008 on ilmunud vaid kaks niivõrd kvaliteetsetest andmetest just väljasuremisvõlga otsinud artiklit (joonis 2).

Euroopa päevaliblikatel on juba 30 aasta taguse ajaga võrreldes avastatud kliimavõlg, mis aga pole ilmselt eri kliimavõõtmetes ühesugune. Devictor jt. (2012) kogusid päevaliblike ja lindude andmeid neljast Euroopa riigist ning leidsid nende riikide liblikakoosluste temperatuurindeksid, mis arvutati liikide areaalide keskmistest temperatuuridest. Võrreldes 18 aastat varasema olukorraga leiti Euroopa liblikatel üldiselt kliimavõlg, kooslused jäid kliimamuutusest keskmiselt 135 km lõuna poole maha. Ainult Hispaania liblikakoosluse temperatuurindeksi muutus ei leitud statistiliselt oluline olevat. Suurbritannias oli see muutus oluline, kuid mitte väga suur, Hollandis ja Soomes aga üle kahe korra suurem kui Suurbritannias. Hollandi näitel võib väita, et liblikakooslused võivad kliimamuutusele reageerida kiiremini ja seega väiksema võlga kui linnukooslused. Põhjuseks pakuti liblike ektotermisust, mis teeb nad temperatuurimuutuste suhtes tundlikumaks.

Kanada amatöörkogujate andmetest, mis ulatuvad kuni 110 aastat tagasi, leiti sisseändeviive päevaliblike areaalide põhja poole laienemises. Enamiku selles uuringus vaadeldud liblikaliikide areaalide lõunaservad jäävad USA piiresse ehk uuringualast välja, mistõttu väljasuremisvõla aspekti selles töös ei otsitud. Siiski vihjab see uuring päevaliblike

areaalide tõenäolisele kitsenemisele, mis teeb neid haavatavamaks ja suurendab nende väljasuremise tõenäosust (Lewthwaite jt. 2018).

Lõuna-Norra kimalastel viidi läbi uuring, mis tuvastas kliimavõla, mis väljendus mitte laiuskraaditi, vaid mäestiku erinevatel altituudidel. Võrreldi kõrgemal ja madalamal asuvate paikade kimalasekooslusi. Koosluste temperatuuriindeksid olid kasvanud, kõrgemal asuvad kooslused üldiselt rikastunud, madalamal asuvad vaesunud. Siiski jäid need muutused kliimamuutusest maha (Fourcade jt. 2019).

4.7.3. Ajaloo mõju taastasustamisele

Viibega mõjud kooslustele pole alati vahendatud otsese asurkonna jätkuvuse kaudu. Ibbe jt. (2011) võrdlesid liblikakooslusi Rootsi raielankidel, mis olid kas ajalooliselt metsad või ühe raieringi läbinud metsastunud niidud. Leiti, et lank, mis oli varem olnud niit, oli liblikarikkam nii isendite kui liikide arvult, lisaks leidis seal rohkem rohumaaspetsialiste kui põlisel metsaalal. Pakuti, et seda viibega mõju vahendas mullas peitunud rohumaataimede seemnepank. Pärast metsa maha raiumist võis endise niidu seemnepank kiirendada langi rohumaasarnaseks muutumist, tõstes selle elupaiga kvaliteeti. Väheste või puuduvate täiskasvanud taimedega seemnepank kujutab endast siin rohumaataimede väljasuremisvõlga. On märkimisväärne, et selle võla kustutamine võib luua hoopis liblikakoosluste seose ligi saja aasta taguse ajaga.

5. Järeldused

Väljasuremisvõla suurus koosluse tasemel on võrdne praeguse liigirikkuse ja lõpliku liigirikkuse vahega. Võla suurus sõltub häiringu tugevusest, liikide omadustest, nii häiringu kui ka elupaiga ulatusest ja viimaks ka ajast, mis muutuse algusest möödunud on.

Väljasuremisvõlga ei teki, kui kogu populatsioon häiringu käigus koheselt hävib. Tugevam häiring, näiteks suure osa poolloodusliku rohumaa ülesküündmine võib seega põhjustada kiire ja suure kao liigirikkuses, kuid maksmata väljasuremisvõlg võib jääda väiksem. Seevastu majandamise lakkamine poollooduslikul rohumaal on aeglasema mõjuga, mis koheselt ei pruugi põhjustada ühtegi väljasuremist, kuid rohumaaspetsiifilistest liikidest satuvad väljasuremisvõlas olevaiks kõik.

Putukatel on lühike eluiga ja generatsiooniaeg, mis võiks viidata nende võla kiiremale maksmisele. Leiduski kolm tööd, kus liblikate võlg oli pool sajandit pärast rohumaa majandamise lõppemist makstud, kuid taimedel oli väljasuremisvõlg alles (Krauss jt. 2010, Guardiola jt. 2018, Lampinen jt. 2018). Suuremaid võrdlevaid üldistusi putukate ja teiste organismirühmade väljasuremisvõla ajaskaalade kohta uurimuste vähesuse tõttu siiski veel teha ei saa. Näiteks leidis uurimus kinnikasvavatest rohumaaadest, kus osa liblikaliikide esinemine rohumaaadel oli 80 aasta taguste elupaigaparametritega paremini seletatav kui tänapäevastega, viidates seega maksmata väljasuremisvõlale (Sang jt. 2010). Absoluutarvudes võib aga ka putukate võlg püsida sadu aastaid (Triantis jt. 2010, Flensted jt. 2016, Otto jt. 2017). Pikaajaline väljasuremisvõlg on igas taksonoomilises rühmas võimalik, kuna iga asurkonna jaoks on olemas sigimisedukuse tase, mis jääb suremusele vaid veidi alla. Võimalik, et kuna putukate väiksusest tulenevalt vajab üks elujõuline asurkond konkreetseid ressursse suhteliselt vähe, võivad nad pikka aega ka häiritud elupaigas püsida. Liigirikkuse-pindala seos võib taastuda hiljem, kui muud häiringud allesjäänud, kuid nüüd haavatavamad elupaika edasi on degradeerinud. Väljasuremisvõlg kaob kiiremini väiksema pindalaga elupaigas, kuna jäänukpopulatsioonid on siis väiksemad ja arvukuste stohhastilisel kõikumisel on suurem mõju.

Senised väljasuremisvõla-alased uuringud on geograafiliselt väga ebaühtlaselt jaotunud. Suured hiljutised muutused troopiliste metsade pindalas on putukate väljasuremisvõla ulatuse ja suuruse koha pealt empiiriliselt peaaegu hindamata. Sel teemal leidis vaid kaks tööd, üks Lääne-Aafrika vihmametsa liblikate (Larsen 2008) ja teine Kagu-Aasia putukate teemal Singapuri näitel (Brook jt. 2003). Samuti oli ebaühtlane erinevate putukaseltside kaetus. Karismaatilisemaid putukarühmi on uuritud selgelt enam. See pole

üllatav, kuid on siiski murettekitav, kuna looduskaitselisi prioriteete seatakse just enam uuritud liikide järgi.

Väljasuremisvõlga tekitavatest põhjustest on enim putukaasurkondade empiirilisi uuringuid keskendunud elupaikade pindala ja elupaikade ühendatuse kahanemisele. Poollooduslike rohumaade pindala ja liituse vähenemist on põhjustanud traditsioonilise majandamise peatumine, mille tulemusena on rohumaad kas metsastunud või asendatud intensiivse põllumajandusega. Empiirilisi uuringuid muude potentsiaalselt väljasuremisvõlga tekitavate elupaigamuutuste, näiteks invasiivse liigi või väetamise viibega mõjust putukapopulatsioonidele, ei avastatud.

On tähelepanuväärne, et kõigis uuringutes, mis metsade pindala vähenemise mõju hindasid, leiti mingil määral viibeid negatiivse mõju rakendumises putukatele. Näiteks metsade intensiivne majandamine põhjustab mardikatel väljasuremisvõlga (Hanski ja Ovaskainen 2002, Laaksonen 2008, Pilskog jt. 2018). Kuna viibega lokaalsed väljasuremised on metsades laialdaselt levinud, on üsna tõenäoline, et pelgalt leiuandmeid kasutades me alahindame metsade majandamisega seotud pikaajalist mõju metsaputukatele. Metsaelupaikades võib väljasuremisvõlg säilida ka viiskümmend või mitusada aastat pärast häiringut (Triantis jt. 2010). Samas ilmnes, et rohumaadel on paiguti, kuigi mitte enamasti võlg makstud. Enamasti on rohumaalised elupaigalaigud väiksema pindalaga kui metsaelupaigad, mis võib olla üheks seletuseks lühemale viibele väljasuremisvõla tasumisel.

Praeguste kiirete kliimamuutuste mõjud rakenduvad kooslustele samuti viibega, luues kliimavõla. Otsingu tulemusel leiti kolm putukate kliimavõla uuringut, mis kõik sellise võla ka tuvastasid. Kõik kolm olid tehtud lendavatel putukatel. Kehvema levimisvõimega putukad võivad kliimamuutustele reageerida veelgi suurema viibega. Samas on näidatud, et putukad võivad vähemalt mõnel juhul vastata kliima muutumisele suurematest loomadest kiiremini. See leid tehti Hollandis, kus võrreldi linnu- ja liblikakoosluste temperatuuriindeksite muutumist (Devictor jt. 2012). Ka mägirohumaade pindala kahanemine on põhjustatud kliima muutumisest, selle protsessi viibega mõju putukatele uuriti kahes artiklis (Highland ja Jones 2014, Marta jt. 2019). Kliimamuutuste mõju looduskaitseline aktuaalsus varieerub, olles populatsioonidest enamiku jaoks vaid tuleviku ohuallikas.

Väljasuremisvõlg võib väljenduda ning seda saab tuvastada paljudel erinevatel viisidel. Ühisnimetajaks on siin asurkonna või koosluse praeguse olukorra seos elupaiga varasema seisundiga, mida ei seleta täielikult ära elupaiga praegune seisund. Peamine viis, kuidas putukate väljasuremisvõlga tuvastatud on, on liigirikkuse seose leidmine elupaiga või

maastiku ajalooliste parameetritega. Tavalise liigirikkuse ehk alfa-mitmekesisuse asemel võib elupaiga aastakümnete tagusest ajaloost sõltuda ka beeta-mitmekesisus ehk koosluste omavaheline sarnasus konkreetsete liikide leidumise osas (Cusser jt. 2018). Viibega mõju kooslusele võib väljenduda ka isendite arvu seoses elupaiga varasema seisundiga. Näiteks oli mesilasi arvukamalt, kui praeguse elupaiga põhjal arvata võiks, just nendes elupaikades, millel ajaloos leidis teatav ühisnimetaja, nagu põllu suurem pindala. Sellel faktoril oli järelkult soodne mõju, mis aja vältel tõenäoliselt kaob (Cusser jt. 2015). Ka geneetiline mitmekesisus reageerib geneetilisele pudelikaelale viibega. Seda väikeses populatsioonis toimuvat protsessi nimetatakse geenitriiviks. Populatsioon, millel tõenäoliselt oluline geenitriiv ees seisab, on geneetilises võlas (Vranckx jt. 2012). Väljasuremisvõla olemasolu saab järelada ka selle põhjal, et liigi populatsioon degradeerunud maastikus eelistab teistsugust elupaika kui häirimata maastikus (Iversen jt. 2016).

Väljasuremisvõla märksõnaga tähistatakse niisiis erinevaid viibeid negatiivse muutuse rakendumises kooslusele või asurkonnale. Konkreetse liigi puhul ei tähenda sellised muutused alati päädimist lokaalse väljasuremisega, kuna ka liigi hilisem madalam arvukus võib olla stabiilne ja jätkusuutlik. Siin on tegu väiksemat sorti semantilise triiviga. Mõnd võlga oleks ehk täpsem kirjeldada viibega muutustena. Leidsin, et väljasuremisvõla termin on atraktiivne tähis ka teadusartiklitele, mis seda kontseptsiooni realselt vaid riivavad. Autori arvates on selle põhjuseks väljasuremisvõla aktuaalsus, aga ka selle mõiste dramaatilisus ning küüniliselt majanduslik kõla.

6. Kokkuvõte

Käesolev töö on putukate väljasuremisvõla empiiriliste uuringute kaardistus. Väljasuremisvõlas olevaks nimetatakse eksisteerivat asurkonda, mis on elupaiga kvaliteedi või kvantiteedi varasema languse tõttu tulevikus välja suremas, või kooslust, mis on samadel põhjustel vaesumas. Väljasuremisvõlga põhjustab liigile või liikidele vajalike ressursside vähesus, mille põhjus võib olla näiteks rohumaa majandamise lõppemine või elupaiga pindala langus. Neist viimast on empiiriliselt ka enim uuritud, kuna elupaikade häving on nüüdisajal looduskaitse põhiprobleemiks. Väljasuremisvõlg on praegu, massiväljasuremise ajal väga aktuaalne murekoht. Putukatel on väljasuremisvõla esinemist uuritud vähem kui karismaatilisematel loomadel või taimedel. On arvatud, et putukad oma lühikese eluea ning kiire põlvkondade vahetuse tõttu maksavad väljasuremisvõla tekkimisel selle suhteliselt kiirelt.

Väljasuremisvõlga hakati algselt uurima inspireerituna liigirikkuse-pindala seose olemasolust. Kui elupaiga pindala väheneb, algab liikide lokaalne välja suremine kuni liigirikkuse-pindala seose taastumiseni. See seos on ka praeguseni paljude väljasuremisvõla alaste uurimuste selgrooks, ehkki on leitud ka teisi meetodeid ökoloogiliste viivete tuvastamiseks. Elupaikade pindalade muutuste jälgimist on viimasel ajal lihtsustanud vanade kaartide ning aerofotode digitaalne kättesaadavus. Kooslustes lähitulevikus kaduvate liikide arvu hindamine on aga komplitseeritud ning see otseses ohus liikide arv on aldis saama üle hinnatud. Konkreetse liigi kohta on võimalik modelleerida lokaalse väljasuremise oodatavat aega. See lähenemine nõuab aga mahukaid andmeid ega pole sagedasti kasutusel.

Käesolev töö järgis osaliselt süstemaatilise kaardi koostamise tavaid ja juhiseid. Teadusartiklite otsing Web of Science Core Collectionist tehti otsisõnadega „extinction debt“ septembris 2019. Otsingu tulemusel leiti 501 artiklit, millest sõeluti mitmes etapis välja 25, mis olid empiiriliselt uurinud väljasuremisvõla leidumist putukatel. Enne 2008. aastat ilmunud artikleid otsingusse ei kaasatud, kuna need võeti 2009. aastal ilmunud ülevaateartiklist. Kokku on siin kaardistatud 42 putukate ökoloogiliste viivete uurimust, millest 35 kitsamalt väljasuremisvõlga tuvastanud on ära toodud ka ülevaate tabelis (tabel 1).

Leitud 35 artiklit ei ole kindlasti piisav, et saaks teha kaugeleulatuvaid üldistusi. Putukate väljasuremisvõlg vajab kindlasti rohkem uurimist. Leitud tööde geograafiline jaotus oli tugevalt kaldu Euroopa poole. Kolmandat maailma esindasid vaid üksikud uurimused. Euroopa kontekstis on putukate suhtelise liigirikkusega võrreldes uurituim riik Soome. Samuti olid uurimisaluste hulgas üle esindatud karismaatilised seltsid, nagu liblikalised.

Uuringud kategoriseeriti vastavalt andmete kvaliteedile ning analüüsi sügavusele. Kõik metsaelupaiku uurinud tööd avastasid vaatlusalusel negatiivsel arengul olevat viibega mõju metsa putukakooslusele. Sama leidsid ka üle poole, kuid mitte kõik rohumaalisi elupaiku uurinud tööd. Väljasuremisvõlga oli avastatud mitte ainult liigirikkuse, vaid ka asurkonna suuruse või elupaigaspetsiifilisuse sõltuvuse tõttu elupaiga ajaloost. Uuringute ruumiskaala varieerus Soome maastikurajoonidest väikeste eksperimentaalsete samblalaikudeni. Uuringute vaatlusalused ajaskaalad olid väga varieeruvad, ulatudes kuuest kuust 2000 aastani. Pikima ajaga võlg, mis tuvastati, oli 600 aastat. Kaks kolmandikku leitud artiklitest uurisid elupaiga pindala vähenemise mõjusid. Lisaks sellele leiti, et väljasuremisvõlg võib tekkida intensiivse metsanduse või intensiivse põllumajanduse tagajärjel. Majandamisel leiti ka positiivseid mõjusid putukakooslustele, nimelt vaba mullapinna ja rohumalaikude alal hoidmise kaudu. Geneetilises võlas olevaks on nimetatud sellist asurkonda, millel seisab tõenäoliselt ees geneetiline vaesumine geenitriivi tõttu. Kliimavõlg tekib kliima muutumisel, kui asurkondade areaal sama kiiresti ei muutu. Putukate väljasuremisvõlg ei pruugi olla lühiajaline ning seda ei maksta tingimata kiiresti. Siiski võib putukate väljasuremisvõlg kaduda kiiremini kui taimede oma. Pikemaajaliselt püsib väljasuremisvõlg ennekõike suurtes elupaigalaikudes, eriti metsaelupaikades, jättes sellega piisavalt aega asjakohaste meetmetega võla maksmist vältida.

6.1. Summary

Extinction debt in insects

This paper is a map of the empirical research done on extinction debt in insects. An existing population that is going to become extinct due to an earlier drop in either the quality or the quantity of their habitat, or a community whose species richness is going to drop due to the same conditions, is in extinction debt. Extinction debt is caused by a lack in species-specific resources, for instance brought about by discontinuing management of a seminatural grassland or a drop in habitat area. The latter is the most empirically researched, since these days, the main problem for conservation is the destruction of habitats. Extinction debt is a very relevant concern during the current mass extinction event. It has been less researched in insects than in more charismatic animals or plants. It has been theorised that this debt is paid relatively quickly in insects because of their short life span and generation time.

Extinction debt was originally looked into, inspired by the existence of a species-area relationship. When a habitat's area shrinks, species will over time become locally extinct until the species-area relationship is once again satisfied. To this day, this relationship is the backbone of many articles on extinction debt, though other methods have been found to find ecological time lags. The tracking of habitat area change has recently been made easier by the digital availability of old maps and aerial photography. However, estimating the number of species about to go extinct in a community is more complex and the number of species in danger is prone to being overestimated. The expected time to local extinction of a single species can be modelled. However, this approach requires abundant data and is not often used.

The paper at hand followed the traditions and guidelines of systematic mapping, to an extent. The search for scientific papers was conducted in the Web of Science Core Collection in September 2019 using the search string „extinction debt“. The search returned 501 papers, which were sifted through in several steps to find the 26 that researched the incidence of extinction debt in insects. No papers published before 2008 were included in the search, since those were pulled from a review article published in 2009. Altogether 42 research papers on the ecological time lags of insects are mapped here, 35 of which, those that were about identifying extinction debt in a stricter sense, have been arranged into a review table (table 1).

The 35 articles found are not enough to make any groundbreaking conclusions. Extinction debt in insects definitely needs to be researched more. The geographic distribution of the papers was strongly skewed towards Europe. There were only a scarce few papers about the Third World. In European context the most researched country is Finland, when adjusted for relative insect species richness. Among the research objects the more charismatic insect orders like Lepidoptera were overrepresented.

The papers were assigned into categories according to the quality of data and depth of analysis. All of the papers that looked into forest habitats found that the negative effect under observation had a time-lagged effect on the forest's insect community. Over half, but not all of the papers on grassland habitats found the time lagged effect. Extinction debt has been found through analysing the connection with habitat history of not only species richness, but also population size or habitat specificity. The spatial scales of the studies were varied from the landscape regions of Finland to small experimental moss patches. The time scales under scrutiny were also varied, from six months to 2000 years. The longest time lag discovered was 600 years. Two thirds of the papers found looked into the effects of habitat area loss. Additionally, it was found that extinction debt can be caused by intensive forestry or intensive

agriculture. Management was found to have positive effects on some insect communities, via maintaining bare soil and grassland patches. A population facing probable and significant genetic diversity loss due to genetic drift is said to be in genetic debt. Climate debt occurs when climate changes, but the range of populations does not keep up.

The extinction debt in insects is not necessarily a short-term thing to be paid quickly. Still, extinction debt might not last as long in insects than it does in plants. Long term extinction debts occur primarily in large habitat patches, especially in forest habitats, which leaves enough time for the use of appropriate measures to avoid paying the debt.

7. Tänuavaldused

Tahaksin südamest tänada oma juhendajat vanemteadur Tiit Tederit, kes veetis mu töö kallal kaugelt liiga pikki päevi, õppetooli juhatajat professor Toomas Tammarut, kes andis mulle teise võimaluse juba mitmendat korda, oma elukaaslast Karl Oskar Lemberit, kes mind ära kuulas ja emotsionaalselt toetas, lastega mängis ja neid ringi sõidutas, ning Aleksander ja Inga Lemberit, kes suhtusid oma emmesse mõistvalt.

8. Kasutatud kirjandus

Eeskujuks kasutasin Elsevieri internetilehekülje ScienceDirect viitamisstiili.

A. Alignier, S. Aviron. Time-lagged response of carabid species richness and composition to past management practices and landscape context of semi-natural field margins. *Journal of Environmental Management*, 204 (2017), pp. 282-290.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.jenvman.2017.08.054>

O. Arrhenius. Species and area. *Journal of Ecology*, 9 (1921), pp. 95–99.

<https://www.jstor.org/stable/2255763>

D.N. Avtzis, K. Stara, V. Sgardeli, A. Betsis, S. Diamandis, J.R. Healey, E. Kapsalis, V. Kati, G. Korakis, V. Marini Govigli, N. Monokrousos, L. Muggia, V. Nitsiakos, E. Papadatou, H. Papaioannou, A. Rohrer, R. Tsiakiris, K.S. Van Houtan, D. Vokou, J.L.G. Wong, J.M. Halley. Quantifying the conservation value of Sacred Natural Sites. *Biological Conservation*, 222 (2018), pp. 95-103. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.03.035>

R. Bommarco, R. Lindborg, L. Marini, E. Öckinger. Extinction debt for plants and flower-visiting insects in landscapes with contrasting land use history. *Diversity and Distributions*, 20 (2014), pp. 591-599.

<https://doi.org/10.1111/ddi.12187>

B.W. Brook, N.S. Sodhi, P.K.L. Ng. Catastrophic extinctions follow deforestation in Singapore. *Nature*, 424 (2003), pp. 420-423. <https://www.nature.com/articles/nature01795>

Collaboration for Environmental Evidence (2018). Guidelines and Standards for Evidence synthesis in Environmental Management. Version 5.0 (A.S. Pullin, G.K. Frampton, B. Livoreil, G. Petrokofsky, Eds). www.environmentalevidence.org/information-for-authors [04.04.2020]

S. Cusser, J.L. Neff, S. Jha. Land use change and pollinator extinction debt in exurban landscapes. *Insect Conservation and Diversity*, 8 (2015), pp. 562-572.

<https://doi.org/10.1111/icad.12139>

S. Cusser, J.L. Neff, S. Jha. Land-use history drives contemporary pollinator community similarity. *Landscape Ecol.*, 33 (2018), pp. 1335-1351.

<https://doi.org/10.1007/s10980-018-0668-2>

S. Cusser, C. Grando, M.I. Zucchi, M.M. Lopez-Urbe, N.S. Pope, K. Ballare, D. Luna-Lucena, E.A.B. Almeida, J.L. Neff, K. Young, S. Jha. Small but critical: semi-natural habitat fragments promote bee abundance in cotton agroecosystems across both Brazil and the United States. *Landscape Ecol.*, 34 (2019), pp. 1825-1836. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00868-x>

V. Devictor, C. van Swaay, T. Brereton, L. Brotons, D. Chamberlain, J. Heliölä, S. Herrando, R. Julliard, M. Kuussaari, Å. Lindström, J. Reif, D.B. Roy, O. Schweiger, J. Settele, C. Stefanescu, A. Van Strien, C. Van Turnhout, Z. Vermouzek, M. WallisDeVries, I. Wynhoff, F. Jiguet. Differences in the climatic debts of birds and butterflies at a continental scale. *Nature Climate Change*, 2 (2012), pp. 121-124. <http://www.nature.com/doifinder/10.1038/nclimate1347>

J.M. Diamond. Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of southwest Pacific islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 69 (1972), pp. 3199– 3203. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC389735>

R. Dirzo, H.S. Young, M. Galetti, G. Ceballos, N.J.B. Isaac, B. Collen. Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345 (2014), pp. 401-406. <https://doi.org/10.1126/science.1251817>

N. Dudley, S. Alexander. Agriculture and biodiversity: a review. *Biodiversity*, 18 (2017), pp. 45-49. <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/14888386.2017.1351892>

S. Dullinger, F. Essl, W. Rabitsch, K.-H. Erb, S. Gingrich, H. Haberl, K. Hülber, V. Jarošík, F. Krausmann, I. Kühn, J. Pergl, P. Pyšek, P.E. Hulme. Europe's other debt crisis caused by the long legacy of future extinctions. *PNAS*, 110 (2013), pp. 7342-7347 <https://doi.org/10.1073/pnas.1216303110>

M. H. Entling, O. Schweiger, S. Bacher, X. Espadaler, T. Hickler, S. Kumschick, B. A. Woodcock, W. Nentwig. (2012) Species Richness-Environment Relationships of European Arthropods at Two Spatial Grains: Habitats and Countries. *PLoS ONE*, 7 (2012). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045875>

M.J. Evans, S.C.Banks, D.A. Driscoll, A.J. Hicks, B.A. Melbourne, K.F. Davies. Short- and long-term effects of habitat fragmentation differ but are predicted by response to the matrix. *Ecology*, 98 (2017), pp. 807-819. <https://doi.org/10.1002/ecy.1704>

K.K. Flensted, H.H. Bruun, R. Ejrnæs, A. Eskildsen, P.F. Thomsen, J. Heilman-Clausen. Red-listed species and forest continuity – A multi-taxon approach to conservation in temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 378 (2016), pp. 144-159. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.029>

Y. Fourcade, S. Åström, E. Öckinger. Climate and land-cover change alter bumblebee species richness and community composition in subalpine areas. *Biodiversity and Conservation*, 28 (2019), pp. 639-653. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1680-1>

A. Gonzalez, E.J. Chaneton. Heterotroph species extinction, abundance and biomass dynamics in an experimentally fragmented microecosystem. *Journal of Animal Ecology*, 71 (2002), pp. 594-602. <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1046/j.1365-2656.2002.00625.x>

M. Guardiola, C. Stefanescu, F. Roda, J. Pino. Do asynchronies in extinction debt affect the structure of trophic networks? A case study of antagonistic butterfly larvae–plant networks. *Oikos*, 127 (2018), pp. 803-813. <https://doi.org/10.1111/oik.04536>

J.C. Habel, S.V. Brückmann, J. Krauss, J. Schwarzer, A. Weig, M. Husemann, I. Steffan-Dewenter. Fragmentation genetics of the grassland butterfly *Polyommatus coridon*: Stable genetic diversity or extinction debt? *Conserv. Genet.*, 16 (2015), pp. 549-558 <https://doi.org/10.1007/s10592-014-0679-8>

N.R. Haddaway, B. Macura, P. Whaley, A. S. Pullin. ROSES flow diagram for systematic maps. Version 1.0 (2017). <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.6085940>

J. M. Halley, Y. Iwasa. Neutral theory as a predictor of avifaunal extinctions after habitat loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108 (2011), pp. 2316-2321. <https://doi.org/10.1073/pnas.1011217108>

I. Hanski, A. Moilainen, M. Gyllenberg. Minimum viable metapopulation size. *The American Naturalist*, 4 (1996), pp. 527-541. <https://helda.helsinki.fi/bitstream/handle/1975/7570/minimumv.pdf;jsessionid=AEBD94EE5A5C107A5DD8A41803EFB32E?sequence=3>

I. Hanski. Extinction debt and species credit in boreal forests: modelling the consequences of different approaches to biodiversity conservation. *Ann. Zool. Fennici*, 37 (2000), pp. 271-280. <https://pdfs.semanticscholar.org/cb54/fa6459b800afc9282a0d3a31707954e85683.pdf>

I. Hanski, O. Ovaskainen. Extinction Debt at Extinction Threshold. *Conservation Biology*, 16 (2002), pp. 666-673. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00342.x>

J. S. Harding, E. F. Benfield, P. V. Bolstad, G. S. Helfman, E. B. D. Jones III. Stream biodiversity: The ghost of land use past. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 95 (1998), pp. 14843–14847. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.25.14843>

He F., S. P. Hubbell. Species–area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss. *Nature*, 473 (2011), pp. 368-371.

<https://www.nature.com/articles/nature09985>

P.-A. Herrault, L. Larrieu, S. Cordier, U. Gimmi, T. Lachat, A. Ouin, J.-P. Sarthou, D. Sheeren. Combined effects of area, connectivity, history and structural heterogeneity of woodlands on the species richness of hoverflies (Diptera: Syrphidae). *Landscape Ecol.*, 31 (2016), pp. 877-893. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0304-3>

S.A. Highland, J.A. Jones. Extinction debt in naturally contracting mountain meadows in the Pacific Northwest, USA: varying responses of plants and feeding guilds of nocturnal moths. *Biodivers. Conserv.*, 23 (2014), pp. 2529-2544

<https://doi.org/10.1007/s10531-014-0737-z>

M. Ibbe, P. Milberg, A. Tunér, K.-O. Bergman. History matters: Impact of historical land use on butterfly diversity in clear-cuts in a boreal landscape. *Forest Ecology and Management*, 261 (2011), pp. 1885-1891. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.02.011>

L.L. Iversen, R. Rannap, L. Briggs, K. Sand-Jensen. Variable history of land use reduces the relationship to specific habitat requirements of a threatened aquatic insect. *Popul. Ecol.*, 58 (2016), pp. 155-164. <https://doi.org/10.1007/s10144-015-0516-z>

S. T. Jackson, D. F. Sax. Balancing biodiversity in a changing environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology & Evolution*, 25 (2010), pp. 153-160. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.10.001>

A. Jain, Khew S.K., C.W. Gan, E.L. Webb. Butterfly extirpations, discoveries and rediscoveries in Singapore over 28 years. *Raffles Bulletin of Zoology* 66 (2018), pp. 217-257.

K. Klein Goldewijk, A. Beusen, J. Doelman, E. Stehfest. New anthropogenic land use estimates for the Holocene. HYDE 3.2, 2010.

<https://themasites.pbl.nl/tridion/en/themasites/hyde/landusedata/index-2.html>

J. Krauss, R. Bommarco, M. Guardiola, R.K. Heikkinen, A. Helm, M. Kuussaari, R. Lindborg, E. Öckinger, M. Pärtel, J. Pino, J. Pöyry, K.M. Raatikainen, A. Sang, C. Stefanescu, T. Teder, M. Zobel, I. Steffan-Dewenter. Habitat fragmentation causes immediate and time-delayed biodiversity loss at different trophic levels. *Ecology Letters*, 13 (2010), pp. 597–605. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01457.x>

M. Laaksonen, E. Peuhu, G. Varkonyi, J. Siitonen. Effects of habitat quality and landscape structure on saproxylic species dwelling in boreal spruce-swamp forests. *Oikos*, 117 (2008), pp. 1098–1110. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16620.x>

J. Lampinen, R.K. Heikkinen, P. Manninen, T. Rytteri, M. Kuussaari. Importance of local habitat conditions and past and present habitat connectivity for the species richness of grassland plants and butterflies in power line clearings. *Biodivers. Conserv.*, 27 (2018), pp. 217–233. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1430-9>

T. B. Larsen. Forest butterflies in West Africa have resisted extinction... so far (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea). *Biodivers. Conserv.*, 17 (2008), pp. 2833–2847. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9399-z>

J.M.M. Lewthwaite, A.L. Angert, S.W. Kembel, S.J. Goring, T.J. Davies, A.Ø. Mooers, F.A.H. Sperling, S.M. Vamosi, J.C. Vamosi, J.T. Kerr. Canadian butterfly climate debt is significant and correlated with range size. *Ecography*, 41 (2018), pp. 2005–2015. <https://doi.org/10.1111/ecog.03534>

R. H. MacArthur, E. O. Wilson. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Landmarks in Biology, Princeton University Press (1967)
<https://www.jstor.org/stable/j.ctt19cc1t2>

S. Marta, F. Lacasella, D. Cesaroni, V. Sbordoni. Effects of Holocene climate changes on alpine ecosystems: Nonequilibrium dynamics drive insect species richness on alpine islands. *Journal of Biogeography*, 46 (2019), pp. 2248–2259.
<https://doi.org/10.1111/jbi.13655>

E. R. Merriam, J. T. Petty. Under siege: Isolated tributaries are threatened by regionally impaired metacommunities. *Science of the Total Environment* 560–561 (2016), pp. 170–178. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.04.053>

J. Miklín, P. Sebek, D. Hauck, O. Konvicka, L. Cizek. Past levels of canopy closure affect the occurrence of veteran trees and flagship saproxylic beetles. *Diversity and Distributions*, 24(2018), pp. 208–218. <https://doi.org/10.1111/ddi.12670>

M. Mägi. Ebapärlikarbi (*Margaritifera margaritifera* L.) bioloogia ja kaitse Euroopas (bakalaureusetöö). Eesti Maaülikooli Põllumajandus- ja keskkonnainstituut (2010).
http://pk.emu.ee/userfiles/instituudid/pk/LIMKESKUS/Margus_Magi_2010.pdf

J.L. Neumann, G.J. Holloway, A. Hoodless, G.H. Griffiths. The legacy of 20th Century landscape change on today's woodland carabid communities. *Diversity and Distributions*, 23 (2017), pp. 1447–1458. <https://doi.org/10.1111/ddi.12652>

M.M. Osmond, C.A. Klausmeier. An evolutionary tipping point in a changing environment. *Evolution*, 71 (2017), pp. 2930-2941. <https://doi.org/10.1111/evo.13374>

R. Otto, V. Garzón-Machado, M. del Arco, S. Fernández-Lugo, L. de Nascimento, P. Oromí, M. Báez, M. Ibáñez, M.R. Alonso, J.M. Fernández-Palacios. Unpaid extinction debts for endemic plants and invertebrates as a legacy of habitat loss on oceanic islands. *Diversity and Distributions*, 23 (2017), pp. 1031–1041. <https://doi.org/10.1111/ddi.12590>

S. Petit, F. Burel. Effects of landscape dynamics on the metapopulation of a ground beetle (Coleoptera, Carabidae) in a hedgerow network. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 69 (1998), pp. 243-252. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(98\)00111-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(98)00111-X)

H.E. Pilskog, A. Sverdrup-Thygeson, M. Evju, E. Framstad, T. Birkemoe. Long-lasting effects of logging on beetles in hollow oaks. *Ecology and Evolution*, 8 (2018), pp. 10126–10137. <https://doi.org/10.1002/ece3.4486>

S. L. Pimm, G. J. Russell, J. L. Gittleman, T. M. Brooks. The Future of Biodiversity. *Science*, 269 (1995), pp. 347-350. <https://science.sciencemag.org/content/269/5222/347>

E. Polus, S. Vandewoestijne, J. Choutt, M. Baguette. Tracking the effects of one century of habitat loss and fragmentation on calcareous grassland butterfly communities. *Biodivers. Conserv.*, 16 (2007), pp. 3423-3436.
<https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/s10531-006-9008-y.pdf>

A. Sang, T. Teder, A. Helm, M. Pärtel. Indirect evidence for an extinction debt of grassland butterflies half century after habitat loss. *Biological Conservation*, 143 (2010), pp. 1405–1413 <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.015>

D. F. Sax, S. D. Gaines. Species invasions and extinction: The future of native biodiversity on islands. *PNAS*, 105 (2008), pp. 11490-11497. <https://doi.org/10.1073/pnas.0802290105>

N. Schtickzelle, J. Choutt, P. Goffart, V. Fichet, M. Baguette. Metapopulation dynamics and conservation of the marsh fritillary butterfly: Population viability analysis and management options for a critically endangered species in Western Europe. *Biological Conservation*, 126 (2005), pp. 569-581. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.030>

M. Soga, S. Koike. Mapping the potential extinction debt of butterflies in a modern city: implications for conservation priorities in urban landscapes. *Animal Conservation*, 16 (2013) pp. 1-11.

<https://www.researchgate.net/deref/http%3A%2F%2Fdx.doi.org%2F10.1111%2Fj.1469-1795.2012.00572.x>

N.E. Stork. How Many Species of Insects and Other Terrestrial Arthropods Are There on Earth? *Annual Review of Entomology*, 63 (2018), pp 31-45.

<https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043348>

A.J. van Strien, C.A.M. van Swaay, M. Kery. Metapopulation dynamics in the butterfly *Hipparchia semele* changed decades before occupancy declined in The Netherlands. *Ecological Applications*, 21 (2011) pp. 2510–2520. <https://doi.org/10.1890/10-1786.1>

K.P. Zulka, M. Abensperg-Traun, N. Milasowszky, G. Bieringer, B.-A. Gereben-Krenn, W. Holzinger, G. Hölzler, W. Rabitsch, A. Reischütz, P. Querner, N. Sauberer, I. Schmitzberger, W. Willner, T. Wrbkaj, H. Zechmeister. Species richness in dry grassland patches of eastern Austria: A multi-taxon study on the role of local, landscape and habitat quality variables. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 182 (2014), pp. 25–36.

<https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.11.016>

D. Tilman, R. M. May, C. L. Lehman, M. A. Nowak. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371 (1994), pp. 65-66. <https://www.nature.com/articles/371065a0>

K.A. Triantis, P.A.V. Borges, R.J. Ladle, J. Hortal, P. Cardoso, C. Gaspar, F. Dinis, E. Mendonça, L.M.A. Silveira, R. Gabriel, C. Melo, A.M.C. Santos, I.R. Amorim, S.P. Ribeiro, A.R.M. Serrano, J.A. Quartau, R.J. Whittaker. Extinction debt on oceanic islands. *Ecography*, 33 (2010), pp. 285-294 <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06203.x>

E. Vercken, F. Vincent, L. Mailleret, N. Ris, E. Tabone, X. Fauvergue. Time-lag in extinction dynamics in experimental populations: evidence for a genetic Allee effect? *Journal of Animal Ecology*, 82 (2013), pp. 621-631. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12051>

G. Vranckx, H. Jacquemyn, B. Muys, O. Honnay. Meta-Analysis of Susceptibility of Woody Plants to Loss of Genetic Diversity through Habitat Fragmentation. *Conservation Biology*, 26 (2012), pp. 228-237. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2011.01778.x>

ÜRO Toidu ja Põllumajanduse Organisatsioon (FAO). State of the World's Forests – 2012, p. 9. <http://www.fao.org/3/a-i3010e.pdf>

S. Yamanaka, T. Akasaka, Y. Yamaura, M. Kaneko, F. Nakamura. Time-lagged responses of indicator taxa to temporal landscape changes in agricultural landscapes. *Ecological Indicators*, 48 (2015), pp. 593-598. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.08.024>

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Anu Ainsaar,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Väljasuremisvõlg putukatel“, mille juhendaja on Tiit Teder, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 3.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Anu Ainsaar

25.05.2020